

Aus dem Max-Planck-Institut für Medizinische Forschung, Heidelberg — Institut für Chemie (Direktor: Prof. Dr. R. KUHN) — und aus dem Zoologischen Institut der Universität München (Direktor: Prof. Dr. H. AUTRUM)

ÜBER DEN GESCHMACKSSINN UND DEN TASTSINN VON *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* SAY (CHRYSOMELIDAE)

Von

BRUNHILD STÜRKOW*

Mit 31 Textabbildungen, davon 1 farbigen

(Eingegangen am 24. April 1959)

Einleitung

Die Geschmacksrezeptoren des Kartoffelkäfers ließen sich mit verhaltensphysiologischen Versuchen, die bestimmte Antworten von Erfolgsorganen verwerten (zusammenfassende Literatur DETHIER 1955), unter den vielen Haaren der Palpen und Tarsen nicht herausfinden. Der Käfer antwortete beim Berühren einzelner Haare mit Geschmacksstoffen stets unspezifisch entweder mit Thanatose oder starker Erregung.

CHIN suchte histologisch (Schnittfärbung mit Hämatoxylin) an den Antennen und Palpen, am Labium und Labrum von Larven Chemorezeptoren, ohne eindeutige Ergebnisse zu erhalten. SCHANZ prüfte Palpen und Tarsen der Imago (Schnittfärbung mit Eisenhämatoxylin und Azan) ebenfalls ohne Ergebnis. Schließlich schrieb sie den mit *einer* Nervenzelle versehenen Sensilla basiconica an den Palpenenden „vermutlich“ Geschmacksfunktion zu — sie hatte beobachtet, wie der Käfer das Blatt vor dem Fraß mit den Palpenenden befühlt. GRISON beschrieb topographisch die beim Käfer oral vorkommenden Sensillen (Sensilla basiconica, Sensilla trichodea und Sensilla placodea) und überlegte, welche Funktionen ihnen zukommen könnten.

Elektrophysiologische Methoden wurden mehrfach dort mit Erfolg angewandt, wo die Einzelheiten der Funktion eines Sinnesorgans zu ermitteln waren, z. B. PRINGLE, AUTRUM (1941), BULLOCK und DIECKE. Hier wurden sie zu Hilfe gezogen, um zu bekannter Funktion das Sinnesorgan zu finden. Sie versprachen Erfolg, wenn es gelingen würde, von einzelnen Haaren und Papillen während des Reizes mit Geschmacksstoffen Aktionsströme abzuleiten. Die Geschmacksstoffe mußten dabei

* Die Experimente wurden im Max-Planck-Institut für Medizinische Forschung in Heidelberg durchgeführt. Für die Beschaffung der Apparatur und die Überlassung eines Arbeitsplatzes bin ich Herrn Prof. Dr. R. KUHN zu großem Dank verpflichtet, Herrn Dr. G. QUADBECK für die Einführung in die elektrophysiologische Arbeitsweise. Herrn Dr. R. WETTE (Zoologisches Institut der Universität Heidelberg) danke ich sehr für die statistische Auswertung der Fraßteste. Herrn Prof. Dr. H. AUTRUM danke ich sehr für sein stetes Interesse und die sorgfältige Diskussion der Ergebnisse.

Dekanat

Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität München



Tag der mündl. Prüfung:

25. Feb. 1959

in einer Mikrokapillare, die gleichzeitig als differente Elektrode gebraucht werden konnte, an das zu untersuchende Sensillum gebracht werden. Das Experiment gelang: Mit Sicherheit ließen sich an den Palpen und Tarsen „Schmeckhaare“ von Tasthaaren unterscheiden (STÜRCKOW und QUADBECK), deren Innervierung hinterher mit der supravitalen Methylenblaufärbung dargestellt wurde. Die Erregungsmuster des Tasthaares waren vom Grad der Beugung abhängig, während sich vom Chemorezeptor Aktionsströme ohne Beugung ableiten ließen, deren Muster von der Reizlösung abhängig waren.

Die Erregungsmuster einzelner Schmeckhaare wurden bereits von HODGSON u. Mitarb. (1955, 1956) und von DETHIER (1956) an Labellumhaaren von *Phormia* untersucht und von MORITA u. Mitarb. (1957a und b) an tarsalen Haaren von *Vanessa*. Das Schmeckhaar von *Phormia* hat 3 Sinneszellen (GRABOWSKI und DETHIER, DETHIER 1955). Zwei Dendriten reichen bis in die mit einer Papille versehene Haarspitze, und ein peripherer Fortsatz endet an der Basis des Haares. Nach HODGSON sind die beiden Zellen mit den distalen Fortsätzen die Rezeptoren für gut (Zucker) und schlecht schmeckende Stoffe (Salze, Säuren und Alkohole). Bei *Vanessa* wurde eine so weitgehende Analyse nicht versucht, was bei etwa 5 bis 7 Sinneszellen (ELTRINGHAM) verständlich ist.

Leptinotarsa hat 5 Sinneszellen unter den oralen und tarsalen Schmeckhaaren. Der Versuch, einen Einblick in die Funktion dieser Zellen zu gewinnen, ist nicht so hoffnungslos, weil der Käfer ein Fraßspezialist ist. Jeder Rezeptorzelle eine bestimmte Funktion zuzuschreiben, ist nach HODGSONs Ergebnissen nicht abwegig. Verwandte des Käfers haben nach OGJEWICZ (1948) 3 oder 4 Sinneszellen unter den Schmeckhaaren. Die größere Zahl von 5 Sinneszellen steht also vielleicht mit der Monophagie des Kartoffelkäfers in Beziehung. Wir wissen noch nicht, welcher Stoff der Kartoffel oder anderer Solanaceen dem Käfer so gut schmeckt (CHAUVIN). Wir kennen aber in einigen Solanumarten vorkommende Stoffe (Demissin und Tomatin), die der Larve (KUHN u. Mitarb. 1947b und 1950) und nach eigenen Versuchen auch der Imago das Futter vergällen. Der Käfer muß also für diese spezifische Informationen erhalten (ebenso wie für die „attractants“ der Solanaceen).

Um afferente Signalfolgen lesen zu lernen, muß man die verhaltensphysiologische Wirkung der Reizstoffe kennen. Bei der Fliege benutzte DETHIER (1955) das Vorstülpen des Rüssels als Anzeichen für gut schmeckende Stoffe und bestimmte durch Reize an einzelnen oralen und tarsalen Schmeckhaaren sehr genaue Schwellenwerte für gut und schlecht schmeckende Stoffe. Zeichen der Fraßlust oder Fraßunlust sind das Ergebnis zentral verarbeiteter Komponenten: Hunger und Geschmacksempfindungen. DETHIER testete, um möglichst genaue Werte zu erhalten, mit gleich lange hungernden und nicht durstigen Fliegen. Beim Käfer sind solche verhaltensphysiologischen Versuche,

wie schon erwähnt, unmöglich. Die Wirkung der Reizstoffe läßt sich deshalb nur mit einem umständlichen Fraßtest ermitteln, der für einige Stoffe durchgeführt wurde.

PUMPHREY beschrieb bisher als einziger das Erregungsmuster eines *einzelnen* Tasthaares. Bei *Leptinotarsa* boten sich an Tibia und Tarsus 3 Arten von Tangorezeptoren an, die daraufhin untersucht wurden, ob sie in ihrer Arbeitsweise Unterschiede erkennen lassen. Wenn ja, dann sollte geklärt werden, ob die Unterschiede durch den Bau des „reizleitenden Abschnittes“ (AUTRUM 1942) — des Haares — bedingt sein könnten oder ob man sie verschiedenen Arten von Sinneszellen zuschreiben muß.

Um die Funktion der Schmeckhaare und Tasthaare von *Leptinotarsa* zu ermitteln, waren also Untersuchungen nötig, die sich nach ihrer Methode in 3 Teile gliedern:

1. Morphologisch-histologischer Teil, der über Bau, Innervierung und Sinnesorgane des Tarsus und der Tibia (bzw. der Palpen) Aufschluß gibt;
2. verhaltensphysiologischer Teil, der mit Hilfe von Fraßtesten Auskunft über die Wirkung einiger Geschmacksstoffe gibt;
3. elektrophysiologischer Teil, der über verschiedene Erregungsmuster von Schmeckhaaren und Tasthaaren des Tarsus und der Tibia (bzw. der Palpen) orientiert.

Methodik

I. Morphologisch-histologisch

Die Färbung der Nerven mit Methylenblau (0,25⁰/₁₀₀ in Ringer) gelang fast ausnahmslos, wenn reife Puppen verwendet wurden, deren Klauen sich gerade zu pigmentieren begannen (vgl. GRABOWSKI und DETHIER). Das abgetrennte und aus der Puppenhaut gezogene Käferbein (bzw. der Palpus) schwamm bis zur optimalen Färbung auf der Lösung (Imbibition). Bei Injektionen in den Thorax oder das Bein gelangen nur Färbungen der Femur- und Tibianerven. Die tarsalen Nerven ließen sich so auch bei Öffnung des distalen Beinendes und selbst bei sehr langsamer und vorsichtiger Injektion in einzelne Tarsalglieder nie anfärben. Fixiert wurde mit Ammoniummolybdat, eingebettet in Caedax.

Zur Untersuchung der chitinösen Anteile wurde mit 20%iger kochender Kalilauge + Glycerin mazeriert.

II. Verhaltensphysiologisch (Fraßteste)

Das Verhalten des Käfers wurde gegenüber Alkaloidglykosiden geprüft, die zum Teil auf die Larve so abschreckend wirken, daß die Tiere den Hungertod sterben:

1. α -Solanin (Merck) und α -Chaconin (Präparat von Dr. Löw) im Verhältnis 1:1.
2. Demissin (Präparat von Dr. Löw)¹.
3. Tomatin (Rhein-Chemie, Heidelberg).

¹ Während der Drucklegung stellte sich heraus, daß dieses Präparat ein Gemisch von Demissin und Tomatin darstellt. Vermutlich wurde anderes Pflanzenmaterial als der Stamm *Solanum demissum* R 521 (KUHN und Löw 1947a) aufgearbeitet.

Nach KUHN, LÖW und TRISCHMANN (1955) kommen α -Solanin und α -Chaconin (1:1) in der Kulturkartoffel bis etwa 0,3‰ (bezogen auf frische Blätter) und in der Wildkartoffel *Solanum chacoense* bis zu 10facher Konzentration vor. Sie üben bei einem Gehalt von 5‰ im Kartoffellaub noch keine nennenswerte fraßabschreckende Wirkung auf die Larve aus (BUHR u. Mitarb.). Demissin kommt in der Wildkartoffel *Solanum demissum* (KUHN und LÖW 1947a) vor, und Tomatin in der Tomate (KUHN, LÖW und GAUHE 1950) und in *Solanum polyadenium* (SCHREIBER). Beide Alkaloidglykoside wirken bei einem Gehalt von 5‰ und niedriger im Kartoffellaub auf die Larven so fraßabschreckend (KUHN u. Mitarb. 1947b, 1950, STÜRCKOW), daß diese vor Hunger sterben.

Die Alkaloidglykoside wurden als Chlorhydratlösungen (pH 5—6) durch Infiltration nach LANGENBUCH (1952) in das Kartoffellaub gebracht. Gleich große Blattscheiben wurden mit der Testlösung infiltriert, kurz in Wasser abgespült und zum Betrocknen einige Minuten auf Filtrierpapier gelegt. Zum Auswägen der infiltrierten Substanz (vgl. KUHN und GAUHE 1947b) wurden die Scheiben so lange getrocknet, bis die Kontrollscheiben (die ohne Infiltration nur in Wasser gelegen hatten) ihr altes Gewicht wieder erreicht hatten. Bei einer 1%igen Infiltrationslösung enthielten die Scheiben $3,1 \pm 0,4$ mg Testsubstanz in 1000 mg Kartoffellaub (Mittelwert $\pm$ Streuung von 200 ausgewogenen Scheiben). Demnach beträgt die Konzentration der Testsubstanz bei:

%igen Infiltrationslösungen:	‰ Substanz im Blatt:
2%	6‰
1%	3‰
0,5%	1,5‰
0,25%	0,8‰
0,13%	0,4‰

Für eine vollständige Infiltration war der Aufenthalt der Blätter in hoher Luftfeuchtigkeit notwendig, die vermutlich das Öffnen der Stomata bewirkt.

Die Fraßlust der Käfer war einigermaßen gewährleistet, wenn diese bei Langtag gehalten wurden und während der Teste nicht vollständig hungerten, sondern täglich nach dem Versuch 2 Std Futter bekamen. Mit 66 Käfern wurde getestet, von denen täglich jeder (außer den 6 schläfrigsten) 2 Std in den Versuch kam. In jedem Versuch wurde eine Konzentration aller Stoffe und die Kontrolle (mit Wasser infiltrierte *Solanum tuberosum*-Scheiben) mit je 5 Käfern geprüft. Die Tiere bekamen einzeln die in einen Korken geklemmte Blattscheibe in einer Petrischale angeboten. An einem Tag wurden 2 Versuche durchgeführt. In 2 Tagen wurde also eine Konzentration aller Stoffe und die dazugehörige Kontrolle mit je 20 Käfern geprüft. Unter den 20 Testen je Stoff und Konzentration konnten die Antworten eines Käfers also höchstens zweimal enthalten sein.

Der Fraß an den *Solanum tuberosum*-Scheiben war trotz der sorgsamten Haltung der sensiblen Tiere nicht homogen. Die zu den mit 0,5%igen Lösungen infiltrierten Blättern gehörende Kontrolle fiel durch zu großen Fraß aus dem üblichen Rahmen heraus. Diese Teste mußten deshalb alle wiederholt werden.

Die von einem Käfer gefressene Blattfläche wurde aufgezeichnet, ausgeschnitten und gewogen. Die Genauigkeit der Methode läßt sich durch Ausschneiden und Wägen von 20 unbefressenen Scheiben charakterisieren:

$$\text{Mittelwert} \pm \text{Streuung} = 12,45 \pm 0,39 \text{ mg}$$

$$\text{Variationsbreite} = 11,8\text{—}13,1 \text{ mg}$$

Der Wägefehler war so gering, daß er keine Beachtung verdiente. Die ausgewogene Fläche wurde in Prozent der Gesamtfläche ausgedrückt. Der größte Fraß betrug

93%; dort war die ganze Scheibe bis auf den im Korken steckenden Teil gefressen worden. Der zweitgrößte Fraß betrug 86%. Eine Fraßbegrenzung lag damit nicht vor.

III. Elektrophysiologisch

Ein Bein oder eine Palpe der Imago wurde in der in Abb. 1 dargestellten Weise unter dem Stereomikroskop mit Hilfe eines Mikromanipulators eingespannt. Wenn Haare des 5. Tarsalgliedes untersucht wurden, steckte dieses Glied ohne Fixierung mit Klebwachs auf der Elektrode, die eine nach BURKHARDT (1954) zugespitzte Stahl-nadel war. Die Impulse wurden über einen Kathodenfolger und einen Vorverstärker (Philips GM 4574) einem Kathodenstrahl-Oszillographen (Philips

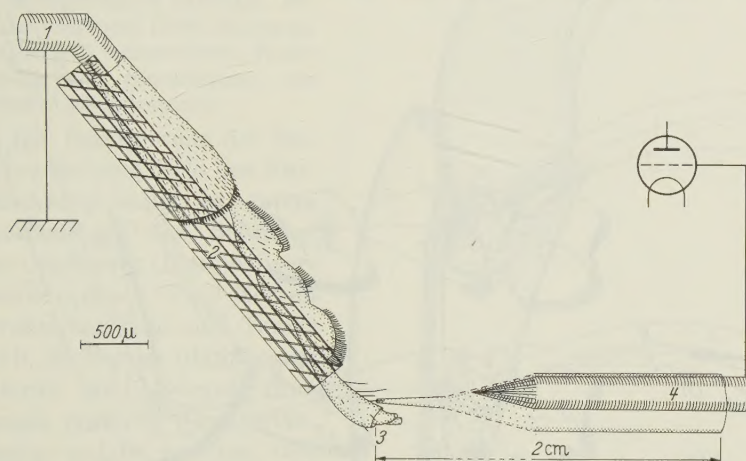


Abb. 1. Das abgeschnittene Käferbein wird auf eine Silberelektrode (1) gesteckt und mit Klebwachs (2) fixiert. Die Klauen (3) werden zurückgeschnitten, so daß die Sinneshaare gut zugänglich sind. Die differenzierte Elektrode (4) taucht in eine fein ausgezogene Glas-kapillare ($\varnothing$ 30–40 μ , verkürzt gezeichnet) und ist isoliert am Mikromanipulator befestigt.

Sie ist direkt mit dem Gitter des Kathodenfolgers verbunden

GM 5656) zugeführt. Parallel zum Oszillographen war zur Registrierung ein Direktschreiber (Cardioskript III von Schwarzer) geschaltet. R-C-Filter zwischen dem Verstärker und Oszillographen bzw. dem Verstärker und Direktschreiber unterdrückten die langsamen Frequenzanteile. Die Reizlösungen gelangten in der Kapillarelektrode unmittelbar an das zu untersuchende Haar. Die Erregungsmuster auf folgende Stoffe wurden untersucht: Salze, Zucker, Alkaloidglykoside, handelsübliche Insektizide und Preßsäfte von Pflanzenblättern.

Ergebnisse

I. Morphologisch-histologisch

1. Morphologisch

Der Bau und die Innervierung des Käferbeins interessierten im Rahmen dieser Arbeit nur insoweit, wie sie den Teil des Beines betreffen, der die untersuchten Sinnesorgane trägt. Das sind der Tarsus und die Tibia. Der Tarsus besteht aus

5 Gliedern (Abb. 2). Die einem Arolium vergleichbaren Haftsohlen der 3 ersten Glieder gestatten dem Käfer das allseitige Belaufen der Pflanzen, das Emporsteigen an senkrechten Glaswänden und sogar das Überqueren der Unterseite von waagerechten Glasplatten. SCHANZ beschrieb die verschiedenen Formen von Hafthaaren. Das 4. Tarsalglied ist praktisch nur eine Verlängerung des 5. Gliedes, das noch nicht — wie irrtümlich berichtet wurde (STÜRCROW und QUADBECK) — der Prätarsus ist. RICHARD (1949 und 1950) und SCHANZ bezeichnen das letzte Tarsalglied zwar schon mit Prätarsus. Nach WEBER (S. 129) gehören zu dem

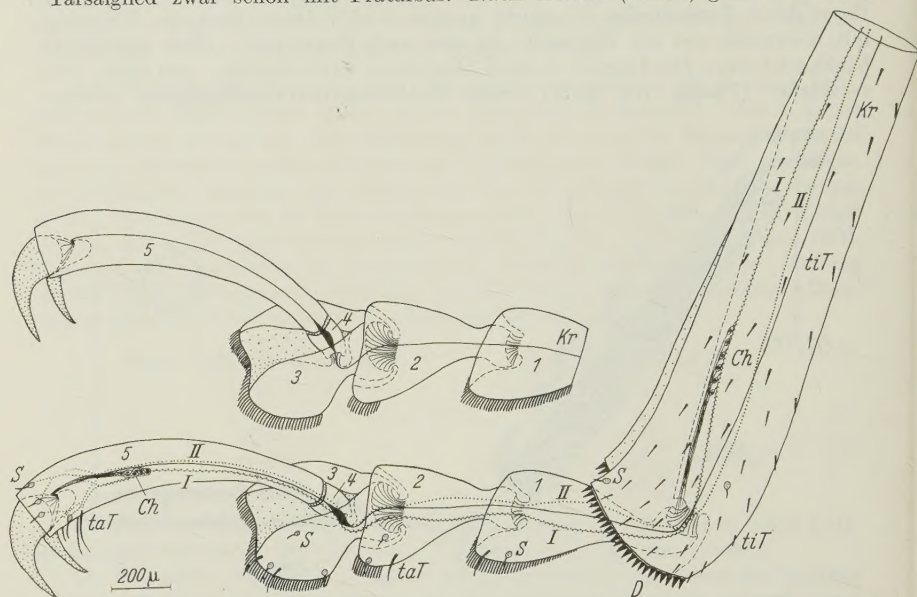


Abb. 2. Anordnung der Sinnesorgane an Tibia und Tarsus von *Leptinotarsa decemlineata* (schematisiert). Oben: Krallensehne etwas gelockert. Unten: Krallensehne gespannt. I—5: Tarsalglieder. I Nervus tibio tarsalis anterior; II Nervus tibio tarsalis posterior; Kr zweiteilige Krallensehne; Ch Chordotonalorgane; ta T tarsale Tasthaare; ti T tibiale Tasthaare; D Dorn des Kammes; S Schmeckhaar. Nicht eingezeichnet: 1. Die in allen 5 Gelenken vorkommenden Stellungshaare und Sensilla campaniformia; 2. die überall vorkommenden Nervenzellen mit freien Endigungen

vor dem Tarsus Bestehenden aber nur der Unguitractor, die Hilfsplatten und die Klauen (Abb. 3).

Die am Unguitractor befestigte zweiteilige Krallensehne ist in Höhe des 4. Tarsalgliedes verdickt (Abb. 2). Bei gespannter Sehne gleitet die Verdickung bald in eine kutikuläre Führung am Anfang des 4. Gliedes. Sie begrenzt damit das weitere Beugen des letzten Gliedes und verhindert offenbar auch das Heben der Klauen. Denn die Stellung der Klauen ist bei gehobenem und gebeugtem Tarsus fast immer dieselbe, was gemäß dem Sehnenansatz am Unguitractor nicht zu erwarten wäre. Beim Spannen der Krallensehne beugen sich in der zu nennenden Reihenfolge zuerst das 1., 2. und 3. Glied und dann das 4. und 5. Beim Entspannen der Sehne heben sich die Glieder in umgekehrter Reihenfolge, das 5. Glied also zuerst. Die endständigen Sinnesorgane des 5. Gliedes sind durch die fast unveränderte Haltung der Klauen weitestgehend geschützt.

2. Histologisch

Einzelne Sinnesorgane des Insektenbeins wurden bereits in großer Zahl untersucht. Die Gesamtdarstellung von Innervierung und Sinnesorganen gelang NIJENHUIS und DRESDEN durch Schnittfärbung mit Azan. Eine sehr viel einfachere und für die zarten Tarsalglieder bessere Methode ist aber die Vitalfärbung mit Methyleneblau bzw. Rongalitweiß nach UNNA, die auf Anregung der Prüfferschen Schule in Wilna für Insekten Anwendung fand. OGJEWICZ untersuchte als erster die Beine von 17 Schmetterlingsarten (1935), 11 Hymenopteren (1938) und 12 Coleopteren (1948), worunter sich 4 verwandte Arten des Kartoffelkäfers befanden. RICHARD (1949 und 1950), RACIĘCKA und WITTIG untersuchten Innervierung und Sinnesorgane von weiteren Insektenbeinen.

Die Innervierung der Sinnesorgane vom Bein des Kartoffelkäfers steht in gutem Einklang mit den Befunden von OGJEWICZ (1948) bei verwandten Arten. Zwei Nerven durchziehen Tibia und Tarsus (Abb. 2): Nervus tibio tarsalis anterior und Nervus tibio tarsalis posterior (OGJEWICZ: Nervus pedalis externus und internus), die in jedes Glied bis auf das 4. Tarsalglied mehrere Abzweigungen entsenden. Beide Nerven versorgen Sinnesorgane gleicher Art bis auf die tibialen und tarsalen Chordotonalorgane, die nur vom Nervus tibio tarsalis anterior abzweigen.

Dem histologischen Bau nach sind die Sinnesorgane des

Beins von *Leptinotarsa* offenbar nur Mechanorezeptoren und Chemorezeptoren (Abb. 2), zu denen hier eventuell vorkommende Hygrorezeptoren gerechnet werden sollen. Zum Getast zählen die besonders reichlich an der Tibia stehenden Tasthaare. Der Tarsus trägt nur am Ende des 5. Gliedes und am Rande der Haftsohlen einige Tasthaare. Zum Getast gehört auch der zum Putzen benutzte Kamm, die in den Gelenken stehenden Stellungshaare und Sensilla campaniformia (Abb. 4), die fast

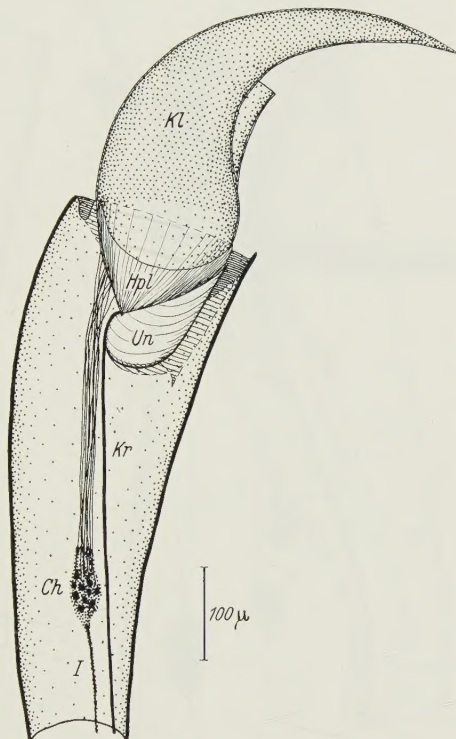


Abb. 3. Prätarso und tarsales Chordotonalorgan (schematisiert). Die frontale Hälfte des Tarsalgliedes ist abgehoben. Kl Klaue (paarig); Hpl Hilfsplatte (paarig); Un Unguitractor (einzeln); Kr zweiteilige Krallensehne; Ch Chordotonalorgan; I Nervus tibio tarsalis anterior

immer paarweise vorkommen, und auch die feinsten Erschütterungen wahrnehmenden Chordotonalorgane (Abb. 2, 3 und 5). Schließlich zählen zum Getast auch die im ganzen Bein vorkommenden Nervenzellen mit freien Endigungen dicht unter der Kutikula (Abb. 5 und 6).

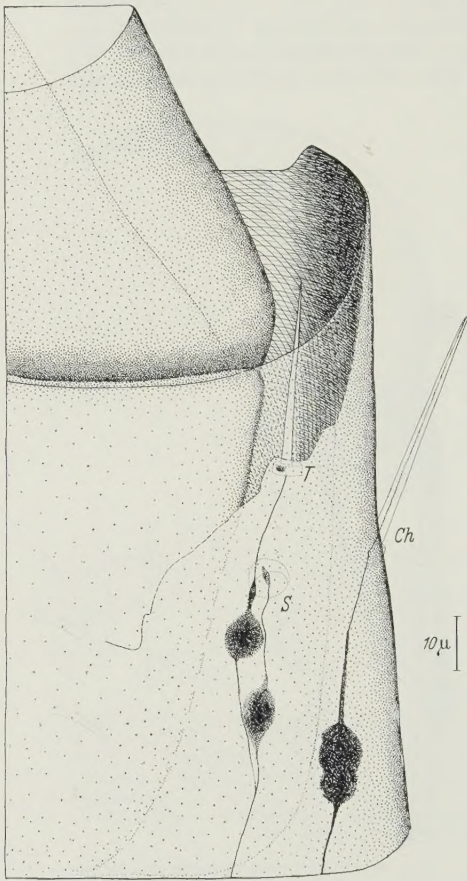


Abb. 4

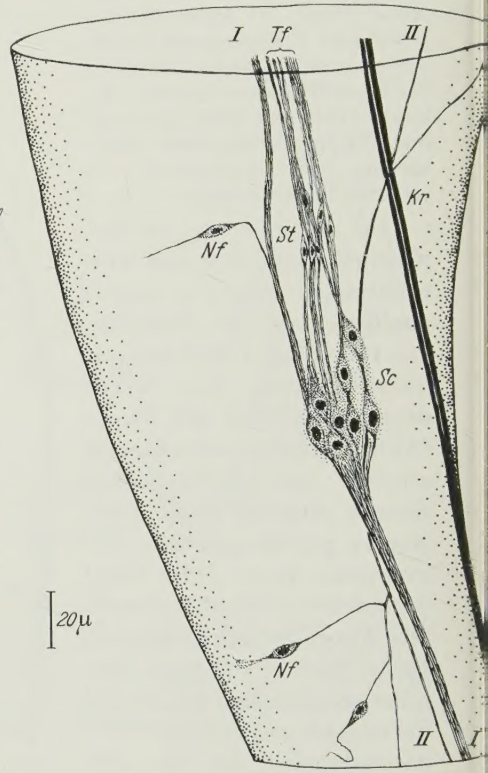


Abb. 5

Abb. 4. Distales Ende des 5. Tarsalgliedes (Frontalseite). In die Klauengrube ragen ein Tangorezeptor (*T*) und ein Sensillum campaniforme (*S*). Seitlich ist ein Chemorezeptor (*Ch*) zu sehen. (Methylenblau, Präparat 6)

Abb. 5. Scolopidien (*Sc*) mit Stiftkörpern (*St*) und Terminalfäden (*Tf*) des tarsalen Chordotonalorgans. (Methylenblau, Präparat 6) *Nf* Nervenzelle mit freier Endigung dicht unter der Kutikula; *Kr* zweiteilige Krallensehne; *I* Nervus tibio tarsalis anterior; *II* Nervus tibio tarsalis posterior

Die Nervenendigung aller Tastsensillen scheint punktförmig im Basalring zu enden (Abb. 4). Es ist aber vermutet worden, daß sie sich von diesem Punkt aus in viele feine Fasern aufteilt, die den ganzen Ring durchziehen. Denn bei dem auf Abb. 4 gezeigten Tastaar war das punktförmige Rezeptorende nur am frischen Präparat zu sehen. Nach

etwa 14 Tagen war es verschwunden und hatte einer Anfärbung des ganzen Basalringes Platz gemacht. Bei einem 2. Tasthaar wurde dasselbe beobachtet. Die Rezeptorenden werden wahrscheinlich bei allen Typen von Tasthaaren den ganzen Ring auskleiden (vgl. dazu MEYER, Abb. 30).

Geschmacksvermögen besitzen die stumpfen, kurzen Haare, deren Sinneszellen Dendriten bis in die leicht gebogene Haarspitze senden (Abb. 4, 6 und 7). Wieviel der 5 Rezeptorenden die Spitze erreichen, war nicht festzustellen. Selbst die 5 Zellen waren schwer zu zählen, weil sie eng ineinander geschachtelt liegen. Erst das Auszählen vieler Zellgruppen sicherte die Zahl 5 für die oralen, tibialen und tarsalen Schmeckhaare. Quetschpräparate erleichtern das Zählen, sie haben bei den vielen dicht nebeneinander vorkommenden Sinnesorganen aber leicht irreführende Artefakte zur Folge. Abb. 8 zeigt die beiden übersichtlichsten nicht gequetschten Zellgruppen. Die ventral stehenden Schmeckhaare sind etwas länger als die übrigen des 5. Gliedes und

als die seitlich an den Haftsohlen und einzeln an der Tibia vorkommenden Schmeckhaare (Abb. 2). Sie sind etwa so lang wie die an den Palpen stehenden Chemorezeptoren. Man kann die tarsalen Schmeckhaare ihrer Länge nach in 2 Gruppen einteilen: kurze, dorsal und lateral stehende A-Haare und lange, ventral stehende B-Haare (Abb. 6, und vgl. auch

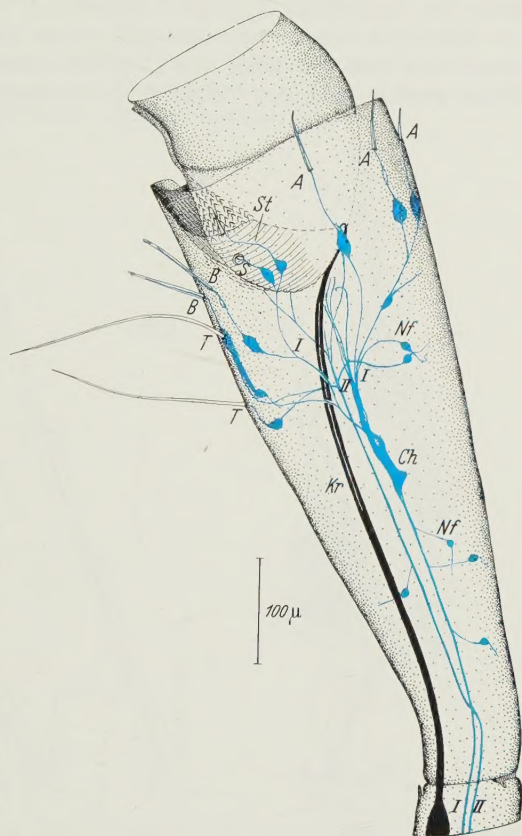


Abb. 6. Innervierung und Sinnesorgane des 5. Tarsalgliedes (Frontalseite). (Methylenblau, Präparat 5)
 A Dorsale und laterale Chemorezeptoren; B ventrale Chemorezeptoren; St Stellungshaar und S Sensillum campaniforme in der Klauengrube; Nf Nervenzelle mit freier Endigung dicht unter der Kutikula; Kr zweiteilige Krallensehne; Ch Chordotonalorgan;
 I Nervus tibio tarsalis anterior; II Nervus tibio tarsalis posterior

STÜRCKOW und QUADBECK); das ist zweckmäßig, solange nicht bekannt ist, ob sie physiologisch verschieden sind. Bei einem frisch geschlüpften Käfer stehen etwa 10—12 Schmeckhaare kranzförmig um das distale Ende des 5. Gliedes. Mit zunehmendem Alter vermehrt sich die Zahl der abgebrochenen Haare, die nach einem Verlust von etwa 30% der Länge noch funktionsfähig sind (Test 496 und 542). (Die abgebrochenen Haare wurden nach der Verheilung elektrophysiologisch geprüft.)

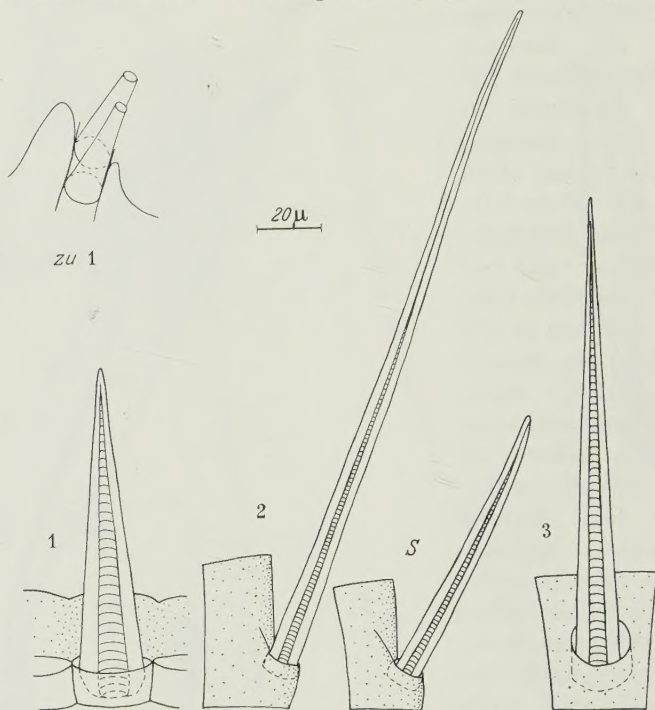


Abb. 7. Dorn des Kammes (1), oben die Einlassung in die Kutikula von der Seite gesehen (nicht maßstabgerecht); tarsales Tasthaar (2); tibiales Tasthaar (3); Schmeckhaar (S). Die in das Innere der Basalringe einmündenden Drüsenkanäle sind nicht eingezeichnet

Am Tarsus wurde dicht neben den dorsalen Schmeckhaaren häufig ein kleiner Dorn beobachtet, wie er auch neben einigen dorsalen Tasthaaren am Tibiotarsus der Larve vorkommt (s. Abb. 4 bei STÜRCKOW und QUADBECK). Über die Innervierung des Dornes kann noch nichts gesagt werden. In einem Fall wurde eine Teilung der 5 Sinneszellen vom Schmeckhaar in Gruppen mit 3 und 2 Zellen beobachtet. Die Dreiergruppe schien zum Schmeckhaar und die Zweiergruppe zum daneben stehenden Dorn zu gehören. Diese einmalige Beobachtung ist aber zu unsicher, um verallgemeinert zu werden, und daher muß die Innervierung des Dornes noch als ungeklärt betrachtet werden. Elektro-

physiologisch konnten vom Dorn Impulse abgeleitet werden (Test 314, 315 und 316, Kapillarelektrode mit 0,1 mol NaCl gefüllt), deren Bedeutung noch nicht bekannt ist.

OGIJEWICZ (1948) fand bei den 4 untersuchten Chrysomelidenarten die Chemo-rezeptoren bei *Melasoma aenea* L. und *Agelastica alni* L. nur am Femur. Bei *Cassida viridis* L. und *Cassida nobilis* L. waren verhältnismäßig lange Chemo-rezeptoren nur am distalen Ende der Tibia zu finden, die eine unsymmetrische und zur Seite gebogene Spitze hatten (vgl. *Leptinotarsa*, Abb. 7).

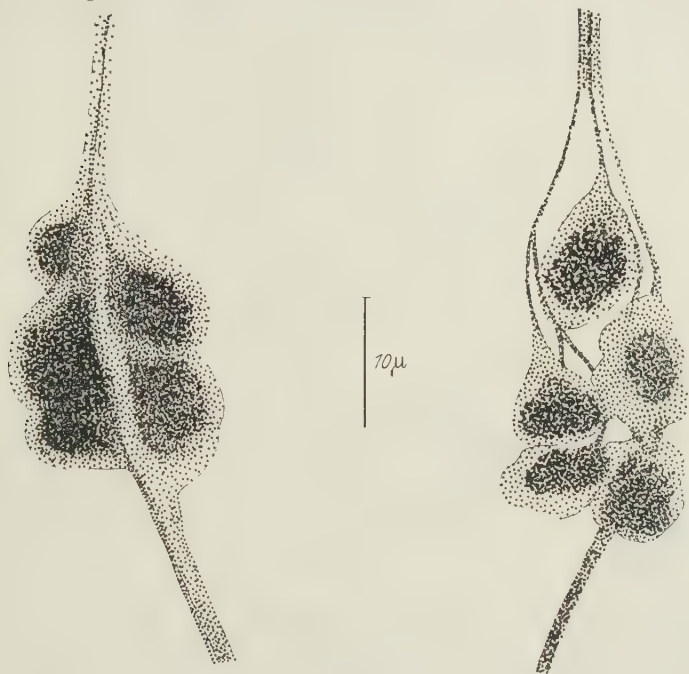


Abb. 8. Zellgruppen von tarsalen Schmeckhaaren (distale Fortsätze oben). (Methylenblau, links Präparat 17, rechts Präparat 14)

An den Palpen (Palpus maxillaris und P. labialis) stehen etwa 10 bis 12 Schmeckhaare kranzförmig um das distale Ende des vorletzten Gliedes (vgl. Abb. 14 bei SCHANZ). An der Innenseite des Haarkranzes kommen einzelne Tasthaare zwischen den Schmeckhaaren vor. Sie sind morphologisch an ihrem spitzen Ende zu erkennen. Auch auf dem Labium stehen Chemo- und Tangorezeptoren. Die Versorgung mit Nervenzellen ist bei den oralen Schmeckhaaren und Tasthaaren genau so wie bei den tibialen und tarsalen.

Nervenzellen vom Typus II (ZAWARZIN) wurden von RICHARD (1950) und RACIĘCKA im Insektenbein gefunden. In Tibia und Tarsus von *Leptinotarsa* kommen sie nicht vor. — Es färbten sich aber dicht unter der Kutikula, über die ganze Fläche gleichmäßig verteilt Zellen an, die an die von MEYER beschriebenen

plasmatischen Anfärbungen mit Fortsätzen (Abb. 52) erinnern. Beim Kartoffelkäfer waren die Fortsätze nur kurz und dick. Ob sie in Vertiefungen der Kutikula enden, konnte nicht festgestellt werden. Es waren aber auch dünne, feine Fortsätze da, die wie bei MEYER in Bögen und manchmal auch in Schleifen verliefen. Diese enden aber gewiß nicht in Vertiefungen der Kutikula, sondern verbinden wahrscheinlich die Zellen untereinander als traubenförmige Bündel. Die Hauptfaser des Bündels führt vielleicht zum Nerven. MEYER sprach nicht von Zellen, weil er keinen Kern fand. Hier handelt es sich mit Gewißheit um Zellen. Bei einem Präparat war der größte Teil der Flecken ohne Kern angefärbt, dafür aber mit den dicken und dünnen Fortsätzen (Abb. 9). An einer Stelle hörte diese Art



Abb. 9. Zellen gleicher Art dicht unter der Kutikula am Bein von *Leptinotarsa decemlineata*. (Methylenblau, Präparat 12) Rechts: Anfärbung mit dicken, kurzen und langen, feinen Fortsätzen. Die kurzen Fortsätze weisen zur Kutikula. Links: Anfärbung mit Kern ohne alle Fortsätze

der Anfärbung plötzlich auf und ging in die auf Abb. 9 links dargestellte Färbung mit Kern über. Die gleichmäßige Verteilung der Flecken und der plötzliche Übergang von einer Anfärbungsart in die andere lassen keinen Zweifel darüber, daß es sich um Zellen handelt, und zwar solche gleicher Art. Es fragt sich nur, welchen Teil des nervösen Apparates wir hier antreffen.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß alle Schmeckhaare (die oralen, tibialen und tarsalen) mit 5 Sinneszellen versehen sind. Längenunterschiede der tarsalen Schmeckhaare lassen es bis zur genauen Kenntnis der Funktion als sinnvoll erscheinen, die dorsalen Haare weiterhin als A-Haare und die ventralen als B-Haare zu bezeichnen. Die Innervierung des gelegentlich vorkommenden kleinen Dornes neben den A-Haaren konnte noch nicht dargestellt werden. — Die Nervenzellen und rezeptorischen Fortsätze der verschiedenen Tasthaare zeigen cyto-

logisch keinen Unterschied. Für die Funktion der Haare ist die Art der Rezeptorendigung im Basalring von Bedeutung. Es besteht ein Hinweis darauf, daß das punktförmige, sichtbare Rezeptorende sich in feine Fasern aufteilt, die den ganzen Ring durchziehen.

II. Verhaltensphysiologische Ergebnisse (Fraßteste)

Die statistische Auswertung der Fraßteste geschah nach Vorschlägen und in Zusammenarbeit mit Herrn Dr. R. WETTE (Zoologisches Institut der Universität Heidelberg). Da die Versuche nur orientierenden Charakter hatten und nicht nach statistischen Grundsätzen angelegt worden waren, wurden sie nur mit Hilfe einfacherer Verfahren (Homo-

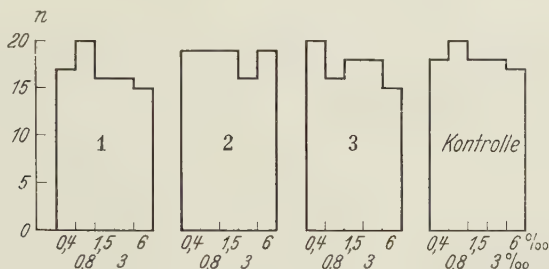


Abb. 10. Fraßhäufigkeiten von je 20 Käfern bei einem 2stündigen Angebot von verschiedenen Konzentrationen folgender Substanzen (Infiltrationstest): 1 α -Solanin + α -Chaconin (im Verhältnis 1:1); 2 Demissin¹; 3 Tomatin; Kontrolle (*Solanum tuberosum* mit Wasser infiltriert). Ordinate: Anzahl der fressenden Tiere. Abszisse: Konzentrationen der Testsubstanzen (bei *S. tuberosum* die zu der jeweiligen Konzentration gehörende Kontrolle)

genitätstest und Varianzanalyse) ausgewertet. Insbesondere wurden Antworten eines wiederholt im Test stehenden Käfers als Antworten verschiedener Käfer gewertet.

1. Fraßhäufigkeit

Abb. 10 zeigt je Stoff und Konzentration die Zahl der *überhaupt fressenden Tiere*. Obgleich alle Käfer das Futter in sehr kurzer Zeit fanden und auf seinen Geschmack hin prüften, fraßen einige Tiere auch von den Kontrollen (*Solanum tuberosum*-Scheiben) nichts. Die Fraßhäufigkeiten wurden im Homogenitätstest geprüft:

1. Insgesamt läßt sich innerhalb der 3 Stoffe kein signifikanter Einfluß der Konzentration auf die Fraßhäufigkeiten nachweisen:

$$\text{Summe } \chi^2 = 11,81 \quad \text{bei } FG = 3 \cdot 4 = 12; \quad P < 50\%.$$

Ebenso bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Fraßhäufigkeiten der 5 entsprechenden Angebote von *Solanum tuberosum*. Eine Prüfung auf Wechselwirkung zwischen Stoffen und Konzentrationen, d. h. auf stoffbedingte Unterschiede in dem Einfluß der Konzentrationen, erscheint daher nicht sinnvoll. Die innerhalb eines

¹ Siehe Fußnote S. 257.

Stoffes bei verschiedenen Konzentrationen erhaltenen Fraßhäufigkeiten können als Ergebnisse wiederholter, gleichwertiger Versuche aufgefaßt und deshalb zusammengefaßt werden.

2. In den Fraßhäufigkeiten zwischen den 3 Stoffen lassen sich dann keine signifikanten Unterschiede nachweisen:

$$\chi^2 = 3,02 \quad \text{bei } FG = 2; \quad P > 20\%.$$

3. Ein Vergleich der zusammengefaßten Fraßhäufigkeiten unter Stoffeinwirkung mit den Fraßhäufigkeiten bei *Solanum tuberosum* ergibt ebenfalls keinen signifikanten Unterschied:

$$\chi^2 = 0,819 \quad \text{bei } FG = 1; \quad P > 30\%.$$

2. Fraßmenge

Abb. 11 gibt für alle Stoffe und die entsprechenden Kontrollen die Mittelwerte der gefressenen Flächen an, für deren Berechnung nur die

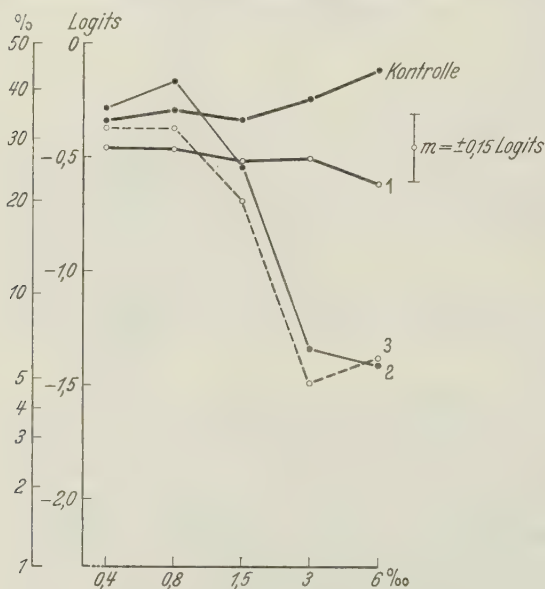


Abb. 11. Mittelwerte der gefressenen Flächen (Prozentzahlen, die Logit-transformiert wurden) bei einem 2stündigen Angebot von 3 Substanzen (vgl. Abb. 10). Ordinate: Rechte Teilung: Prozentsatz gefressener Fläche in Logits. Linke Teilung: Gefressene Fläche in Prozentzahlen. Abszisse: Konzentrationen der Testsubstanzen im Kartoffelflaub. m „mittlerer Fehler“ (berechnet aus $MQSZ_{\text{Zufall}}$)

Werte der fressenden Käfer (mindestens 15) verwendet wurden. Zur Vereinfachung der Auswertung wurden — soweit erforderlich — die Antworten der fressenden Käfer je Stoff und Konzentration mit Hilfe von Zufallszahlen auf 15 reduziert. Die Prozentwerte gefressener Flächen waren, wie zu erwarten war, nicht normal verteilt (starke Abhängigkeit der Varianz vom Mittelwert). Sie mußten daher vor der Auswertung transformiert werden. Dieses geschah mit der Logit-Transformation (FISHER und YATES, S. 15, Tafel XI), da diese nicht die Annahme einer be-

stimmten Verteilungsform erfordert. Die Transformation gleicht die bei geringem und starkem Fraß (bis 10% bzw. über 90%) niedrigen und bei normalem Fraß (um 40%) hohen Streuungen aus. Die Kontrollen

wurden von der Gesamtauswertung mit Hilfe der Varianzanalyse ausgenommen. Es interessierten nur die Unterschiede zwischen den Stoffen 1, 2 und 3.

Tabelle 1. Varianzanalyse

Ursache	QS	FG	MQS	F	P in %
Zwischen den Stoffen	5,20	2	2,60	7,27	~0,1
Zwischen den Konzentrationen	27,41	4	6,85	19,16	≤ 0,1
Wechselwirkung Stoffe × Konzentrationen	21,16	8	2,65	7,41	≤ 0,1
Zufall	75,07	210	0,357	—	—
Total	118,84	224			

1. Die Unterschiede zwischen den Stoffen sind signifikant, d. h. unbeachtet der Konzentrationsunterschiede wirken die 3 Stoffe auf den Käfer verschieden.

2. Die Unterschiede zwischen den Konzentrationen sind signifikant, d. h. es besteht über alle Stoffe ein Einfluß der Konzentration hinsichtlich ihrer Wirkung auf den Käfer.

3. Zwischen den Stoffen und Konzentrationen besteht eine signifikante Wechselwirkung, d. h. die Wirkungsunterschiede bei Änderung der Konzentration sind stoffabhängig.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß die Häufigkeit des Fraßes an den mit Alkaloidglykosiden gewürzten Blättern und an den nicht gewürzten Blättern gleich ist. Die gefressene Menge ist dagegen stoff- und konzentrationsabhängig. α -Solanin und α -Chaconin (1:1) wirken auch bei einem Gehalt von 60/100 (= 30/100 Solanin + 30/100 Chaconin) noch nicht nennenswert vergärend. Demissin¹ und Tomatin wirken dagegen schon bei einer Konzentration von 30/100 im *Solanum tuberosum*-Laub 90%ig vergärend; bei doppelter Konzentration war keine Steigerung der Wirkung zu beobachten.

Ein Vergleich zwischen dem Fraß des Käfers und unserem menschlichen Geschmacksempfinden gegenüber den geprüften Stoffen zeigt keine Übereinstimmung. Der Käfer ist gegen Solanin + Chaconin unempfindlich, während es uns nachhaltig auf der Zunge brennt und auch in großen Verdünnungen noch bitter schmeckt. Tomatin und Demissin¹ haben für uns in großen Verdünnungen gar keinen Geschmack. Um 100/100 bekommen sie einen bitteren Geschmack. Dem Käfer vergällen sie bereits ab 30/100 das Futter.

Die Imago ist nicht unempfindlich gegen Demissin¹ und Tomatin (Abb. 11). Sie ist aber weniger empfindlich als die Larve. Bei 0,80/100 Demissin¹ oder Tomatingehalt frißt der Käfer ohne großes Zögern normale Mengen. Von den Larven wachsen bei dieser Konzentration aber nur rund 60% heran (Stürckow). Die übrigen fressen zwar auch von dem vergällten Laub, jedoch weniger als zur Entwicklung notwendig ist.

¹ Siehe Fußnote S. 257.

III. Elektrophysiologische Versuche

1. Getast

Bei den Untersuchungen am tibialen Tasthaar und am Dorn des Kammes wurde nur die Tibia auf die Erdelektrode gesteckt und bei den Untersuchungen am tarsalen Tasthaar nur das 5. Tarsalglied. Die Beugungen konnten nur schätzungsweise gleich groß eingestellt werden. Eine schnelle Beugung geschah innerhalb 0,1—0,5 sec. Eine langsame Beugung wurde in 5—9 sec vorgenommen. Die Richtung der Beugung war immer, wenn es nicht anders vermerkt ist, vom Bein

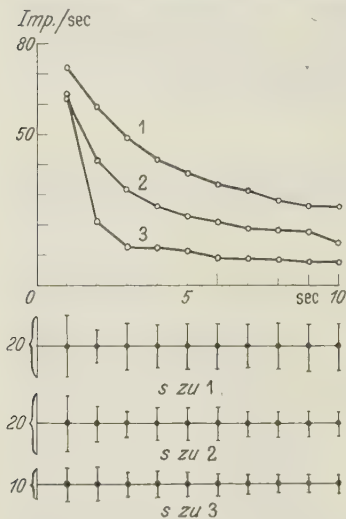


Abb. 12. Adaptation der 3 Arten von Tasthaaren bei schnellem, gleich starkem Beugen. Oben: Mittelwerte von je 10 Haaren. Unten: Streuung. Ordinate: Impulse/sec. Abszisse: Zeit in Sekunden. Dorn des Kammes (1), tarsales Tasthaar (2), tibiales Tasthaar (3)

fort. Etwa gleich große Beugungen ließen sich verhältnismäßig genau einstellen, wenn die Kapillare fast bis zur Haarbasis über das Haar gestülpt und mittels der Mikro-manipulatorschraube um einen bestimmten Betrag bewegt wurde. (Die Haare unterschieden sich in ihrer Elastizität, Abb. 7.) Beim Bewegen der Kapillare rutschte das Haar ein Stück aus der Kapillare heraus.

a) Adaptation der 3 Haartypen.

Abb. 12 zeigt die Adaptation der 3 Tangorezeptoren in den ersten 10 sec. Es wurden jeweils 10 Exemplare der 3 Haare schnell gleich weit gebeugt. Die tibialen Tasthaare adaptierten schneller als die Dornen. Die tarsalen Haare nahmen zwischen beiden eine Mittelstellung ein.

Abb. 13 zeigt die Adaptation der proximalen und distalen Tasthaare der Tibia getrennt. Die Erregungen dieser Haare beim alten Käfer wurden mit denen beim frisch geschlüpften Käfer verglichen. Die proximalen Tasthaare des Jungkäfers waren viel weniger er-

regbar als seine distalen Tasthaare, während beim alten Käfer die Erregbarkeit der proximalen und distalen Haare gleich war.

b) Adaptationsverlauf. Die Adaptation der 3 Haare war in 10 sec noch nicht vollständig, wie aus Abb. 14 hervorgeht.

Die von BURKHARDT (1958) verwendeten Meßgrößen für die Adaptation beim Streckrezeptor von *Astacus* können ohne weiteres auf die Adaptationsverläufe der Tasthaare übertragen werden. Er nennt die konstante Endfrequenz bei bestimmter Temperatur oder Dehnung (hier Beugung) „stationäre Frequenz“. Die Erregungszunahme auf eine Änderung der Temperatur oder einen Dehnungsschritt (hier auf eine Beugung) bezeichnet er mit „Erregungsspitze“ und die Abnahme der Frequenz bis zum stationären Endwert „Adaptationsumfang“. Die „Adaptationszeit“ ist die Zeit, die bis zum Beginn des stationären Zustandes verstreicht.

Die absolute Größe der Erregungsspitzen und der gerade noch angedeuteten stationären Frequenzen sind nicht haarspezifisch, sondern

reizspezifisch (Abb. 14). Die Erregungsspitze wird durch die Geschwindigkeit des Beugens (oder unter Umständen Beschleunigung) bestimmt (s. nächsten Versuch). In dem Moment, in dem die Geschwindigkeit gleich Null wird, beginnt die Adaptation. Der Abstand zwischen den Impulsen und auch lockeren Impulsgruppen wird dabei immer größer, bis asymptotisch die stationäre Frequenz erreicht ist. Der Grad der Beugung bestimmt die stationäre Frequenz, die bei schwachen Beugungen früher erreicht wird als bei starken Beugungen (Test 729a und b).

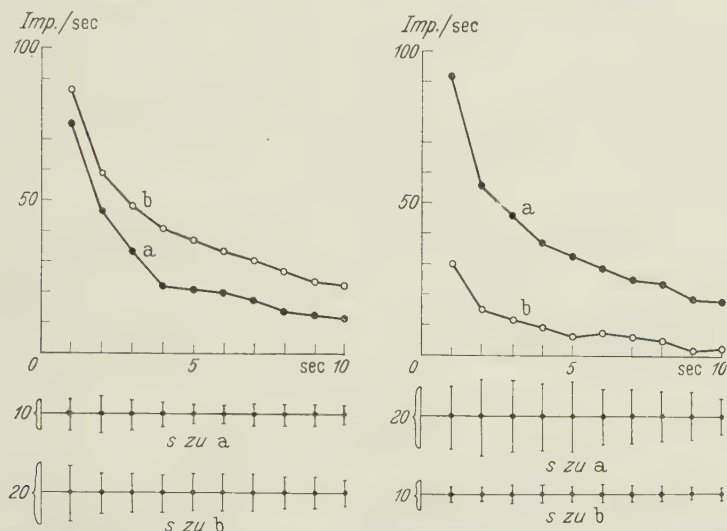


Abb. 13. Adaptation der tibialen Tasthaare: Distale (a) und proximale (b) Haare getrennt. Schnelles, gleich starkes Beugen. Oben: Mittelwerte von je 5 Haaren. Unten: Streuung. Links: 1 Jahr alter Käfer. Rechts: frisch geschlüpfter Käfer. Ordinate: Impulse/sec. Abszisse: Zeit in Sekunden

c) **Verschiedene Arten der Beugung.** Je ein Exemplar der 3 Tango-rezeptoren wurde schnell und nach einigen Minuten langsam (oder umgekehrt) gleich weit gebeugt (Abb. 15). Die Bedeutung der Geschwindigkeit für den Erregungsvorgang ist aus der Abbildung zu ersehen.

Jeweils ein Exemplar der 3 Haare wurde stark und nach einigen Minuten schwach (oder umgekehrt) gleich schnell gebeugt. Einmal wurde das durch starkes bzw. schwaches Drehen der Mikrometerschraube erreicht (Abb. 16 links), das andere Mal durch gleich starkes Drehen der Schraube bei verschiedenen hohen Ansätzen der Kapillare am Haarschaft (Abb. 16 rechts). Die Haare zeigen in ihrer Empfindlichkeit offenbar keine wesentlichen Unterschiede.

d) **Beugungen in den 4 Hauptrichtungen.** Beugungen in den Hauptrichtungen sollten zeigen, ob die Haare in allen Richtungen gleich

empfindlich sind. Grundsätzlich kann das Haar nach allen Richtungen gebeugt werden. Vier Richtungen wurden genauer untersucht: Die Beugung (a) in einer Ebene durch Haar und Längsachse der Extremität, und zwar entweder auf den Körper zu (a') oder von ihm weg (a''), und

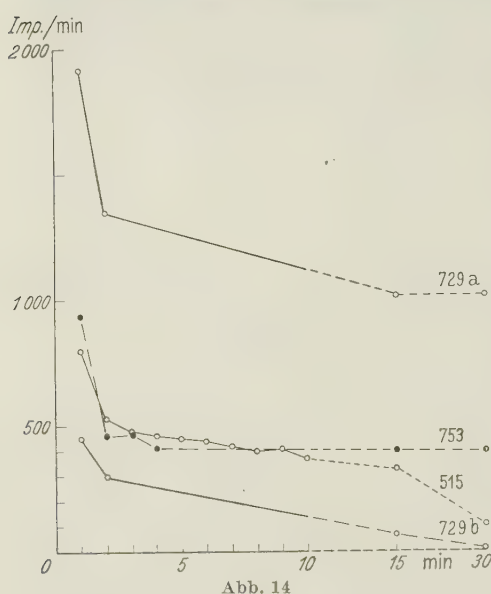


Abb. 14. Adaptation während längerer Beobachtungszeit. Ordinate: Impulse/min. Abszisse: Zeit in Minuten. Test 729 Dorn des Kammes: a) stark gebeugt, b) schwach gebeugt. Test 753 tibiales Tasthaar. Test 515 tarsales Tasthaar

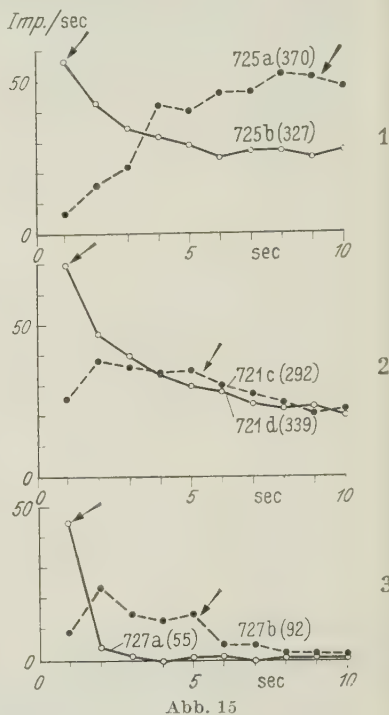


Abb. 15. Adaptation der Tasthaare bei schnellem und langsamem Beugen. (Die Nummer des Testes und die Summe der Impulse — in Klammern — sind angegeben.) Pfeil: Geschwindigkeit des Beugens gleich Null geworden. Ordinate: Impulse/sec. Abszisse: Zeit in Sekunden. ——— schnell gebeugt; — — — langsam gebeugt. Dorn des Kammes (1), tarsales Tasthaar (2), tibiales Tasthaar (3)

(b) Beugungen in einer Ebene durch Haar und eine Senkrechte zur Längsachse des Beines. In diesem Fall haben Beugungen nach entgegengesetzten Seiten gleiche Bedeutung. Im Fall (a) sind Beugungen in den entgegengesetzten Richtungen a' und a'' insbesondere für tibiale und tarsale Tasthaare nicht ohne weiteres vergleichbar. Denn diese wachsen spitzwinklig aus dem „Zylinder“ (Tarsus oder Tibia) heraus (Abb. 7). Zum Bein hin (a') sind also nur schwache Beugungen möglich, während zu den beiden Seiten und besonders vom Bein fort (a'') starke Beugungen ausgeführt werden können. Die Kammdornen stehen dagegen dicht nebeneinander auf dem Rand des „Zylinders“ (Tibia). Die Reihe der Dornen wird innen und außen von kutikulären Säumen begleitet

(Abb. 7), die im Innern des Halbkreises niedriger sind als an den Enden der Reihe. Die kutikulären Säume sind wahrscheinlich ein Schutz gegen zu starkes Umbiegen der Dornen. Je nach ihrer Höhe kann man die Dornen in den Richtungen a' und a'' verschieden weit beugen. Bei

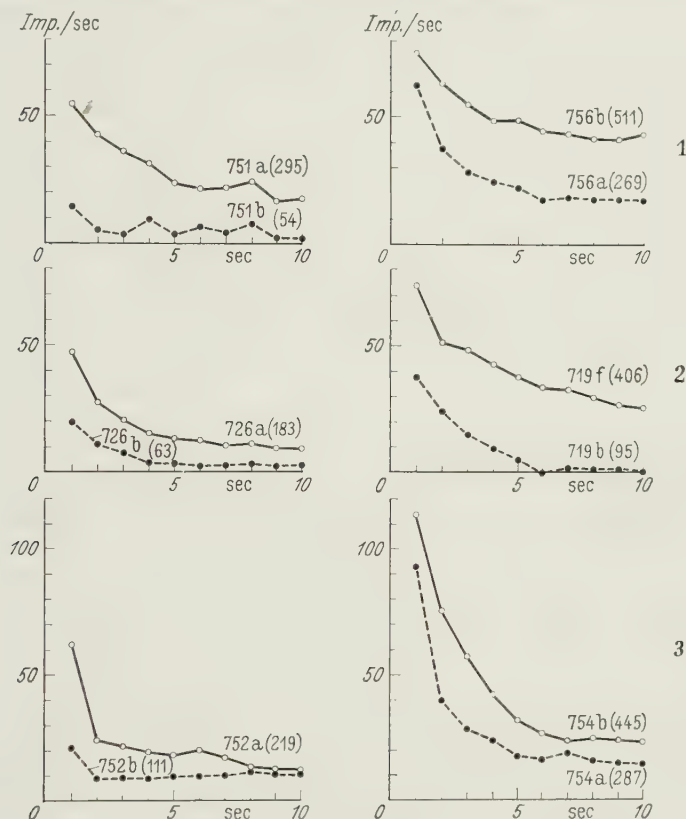


Abb. 16. Starkes und schwaches Beugen der Tasthaare. (Zahl in Klammern = Summe der Impulse/10 sec.) Ordinate: Impulse/sec. Abszisse: Zeit in Sekunden. Links: Kapillare in einer Höhe des Haares angesetzt und verschieden weit bewegt. Rechts: Kapillare in verschiedenen Höhen des Haares angesetzt und gleich weit bewegt. ——— stark gebeugt; --- schwach gebeugt. Dorn des Kammes (1), tarsales Tasthaar (2), tibiales Tasthaar (3)

Beachtung dieser morphologischen Grenzen konnte für die 3 Haare keine unterschiedliche Empfindlichkeit beim Beugen in den 4 Hauptrichtungen festgestellt werden.

e) **Seltene Erregungsabläufe.** Unter den Untersuchungen an 120 Tasthaaren wurden zweimal (Dorn und tibiales Haar) Erregungsabläufe beobachtet (Abb. 17a), deren Ursache noch nicht bekannt ist. (Bei 2 weiteren Haaren — Dorn und tarsales Haar —, die nur 10 sec lang beobachtet wurden, deutete sich dasselbe Phänomen an.) Die Anfangs-

erregung adaptierte in 40 sec vollständig (Abb. 17 b). Nach einer Zeit der Inaktivität (1 und 7 min) folgte wieder eine allmählich ansteigende Erregung. Bei schwacher Beugung in derselben Richtung (Test 728 b und 747 a) war keine Depression zu beobachten. Der Adaptationsverlauf bei schwacher Beugung unterschied sich aber auch vom normalen

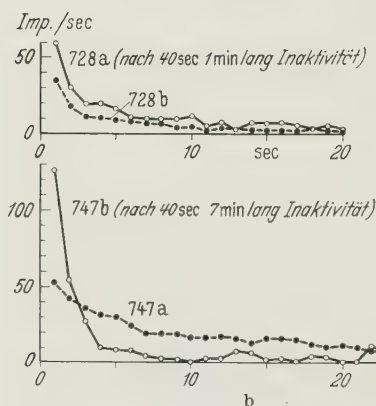
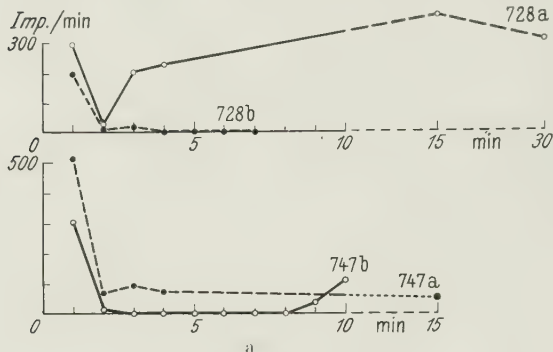


Abb. 17 a u. b. Seltene Erregungsabläufe der Tasthaare. Oben: Test 728, tibiales Tasthaar. Unten: Test 747, Dorn des Kammes. a Ordinaten: Impulse/min. Abszissen: Zeit in Minuten. b Ordinaten: Impulse/sec. Abszissen: Zeit in Sekunden. — Stark gebeugt; --- in derselben Richtung vorher oder hinterher schwach gebeugt

Erregungsvorgang. Die Adaptationszeit war ungewöhnlich kurz (vgl. mit Abb. 14 Test 729 b). Die Gesamterregung des Dornes war bei starker Beugung in der beobachteten Zeit z. T. geringer als bei schwacher Beugung. Die Erregungsspitze bei starker Beugung mit 127 Impulsen/sec war ungewöhnlich hoch (vgl. Abb. 12). In beiden Fällen rief die starke Beugung eine größere Störung des gewöhnlichen Adaptationsverlaufs hervor als die schwache Beugung. Da eine zu starke Beugung aber nicht die Ursache für die Erregungsmuster mit Depression bzw. ungewöhnlich kurzer Adaptationszeit sein kann, wird vermutet, daß die vom Normalen abweichenden Erregungsmuster dann auftreten,

wenn das Haar gerade in der Richtung gebeugt wird, in welcher der sichtbare Rezeptorfortsatz punktförmig im Basalring endelt. Die Seltenheit der Beobachtung stimmt hiermit überein.

Diese Erregungsabläufe erinnern etwas an das Overstretch-Phänomen beim Streckrezeptor von Krebsen, das WIERMA u. Mitarb. zum ersten Mal beschrieben. Die bei *Leptinotarsa* gemachten Beobachtungen unterscheiden sich vom Overstretch aber darin, daß die Blockierung nicht plötzlich einsetzt und auch nur vorübergehend ist. Eine vorübergehende Depression fanden BULLOCK und DIECKE bei hoher Reizung des temperatur- und strahlungsempfindlichen Grubenorgans

der Klapperschlange. Ein Element antwortete dort mit anfänglich hoher Frequenz, die plötzlich gleich Null wurde und nach etwa 10 sec ebenso plötzlich wieder mit hoher Frequenz einsetzte. Eine 2. Depression von etwa 30 sec konnte bald darauf eintreten. Beim Tasthaar von *Leptinotarsa* wurde die Blockierung dagegen langsam eingeleitet und hörte auch wieder allmählich auf. Es traten sogar während der Depression 3 oder 4 vereinzelte Impulse auf.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß bei gleichen Beugungen die Erregung der Dornen stärker ist als die der tibialen Tasthaare. Die tarsalen Tangorezeptoren des 5. Tarsalgliedes nehmen zwischen beiden eine Mittelstellung ein. Bei frisch geschlüpften Käfern reagieren die proximalen Tasthaare der Tibia schwächer als die distalen. Der Adaptationsverlauf der 3 Haare ist im Prinzip gleich. Die Geschwindigkeit des Beugens bestimmt die Höhe der Erregungsspitze. Die Adaptationszeit und die stationäre Frequenz sind vom Grad der Beugung abhängig. Die Empfindlichkeit der Haare auf Beugungen in den 4 Hauptrichtungen ist gleich. Selten wurden Erregungsabläufe beobachtet, die nach 40 sec vollständig adaptierten und nach 1 oder 7 min wieder ansteigende Frequenzen zeigten.

2. Geschmack

a) Salze. *NaCl*. Lösungen von 1 mol bis zu 10^{-2} mol Konzentration wurden geprüft. Der Chemorezeptor antwortete auf alle Lösungen mit anhaltenden Erregungsmustern, die langsam bis zu einem konstanten Endwert adaptierten. Die Erregung auf 1 mol Lösung (Abb. 18a) scheint die Antwort *einer* Sinneszelle zu sein, deren Impulse in lockeren Gruppen aufeinander folgen. Das Erregungsmuster auf 10^{-1} mol Lösung enthält dagegen offensichtlich Impulse von *zwei* Sinneszellen (Abb. 18b). Neben den Spikes mit hohem Potential (sie sollen deshalb *h*-Impulse genannt werden) treten solche mit niedrigem Potential (*n*-Impulse) auf (Abb. 18b und c), deren Adaptation im Beispiel der Abb. 18c nach 60 sec vollständig ist. Die Adaptation der *h*-Impulse erreicht in längerer Zeit wieder nur eine konstante Frequenz (in 10—15 min). Auf 10^{-2} mol Lösung antwortet das Schmeckhaar nur mit einer Impulsart (3—4 Impulse/sec). Sie treten ebenfalls wie die *h*-Impulse in lockeren Gruppen auf.

KCl. Kaliumchlorid wirkte in sehr geringen Konzentrationen noch stark erregend. Eine $5 \cdot 10^{-3}$ mol Lösung hat als typische Antwort abwechselnd ansteigende und abfallende Frequenzen anscheinend nur *einer* Sinneszelle zur Folge (Abb. 19a). Es sind *n'*-Impulse, die nur zu Anfang der Reizung von einzelnen, schnell adaptierenden *h'*-Impulsen begleitet werden (auf der Abbildung sind sie nicht berücksichtigt, da sie kaum ins Gewicht fallen). In 1 Std können sich Anstieg und Abfall der Erregung (bis zur vollständigen Ruhe) mehrere Male wiederholen. Mit steigender Konzentration wird der Anteil der *n'*-Impulse geringer, und der Anteil der *h'*-Impulse größer (Abb. 19b). Die Sinneszelle, welche die *h'*-Impulse liefert, reagiert auf KCl auch mit sich steigender und

wieder abflauernder Erregung. Die Adaptation auf 1 mol Lösung wurde noch nicht über längere Zeit beobachtet.

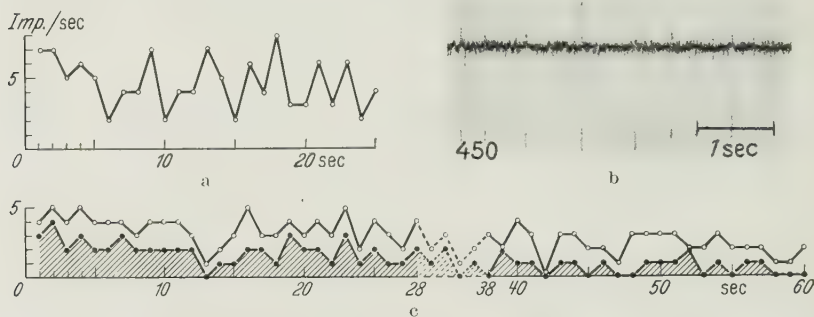


Abb. 18. a Antwort eines Chemorezeptors (Test 112, B-Haar), mit 1 mol NaCl gereizt. b Aktionsstrom eines Schmeckhaares (Test 450, B-Haar) auf 10^{-1} mol NaCl: *h*- und *n*-Impulse. c Antwort eines Schmeckhaares (Test 450, B-Haar) auf 10^{-1} mol NaCl. Ordinaten: Impulse/sec. Abszissen: Zeit in Sekunden; gestreift: *n*-Impulse. (Erst 3 sec nach Reizbeginn registriert, die Anfangserregung fehlt)

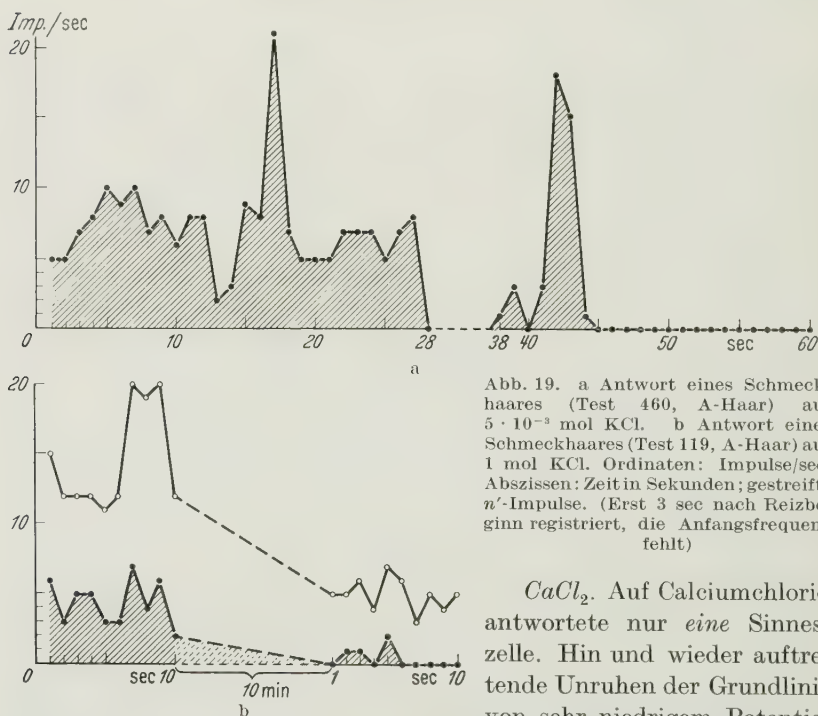


Abb. 19. a Antwort eines Schmeckhaares (Test 460, A-Haar) auf $5 \cdot 10^{-3}$ mol KCl. b Antwort eines Schmeckhaares (Test 119, A-Haar) auf 1 mol KCl. Ordinaten: Impulse/sec. Abszissen: Zeit in Sekunden; gestreift: *n'*-Impulse. (Erst 3 sec nach Reizbeginn registriert, die Anfangsfrequenz fehlt)

CaCl₂. Auf Calciumchlorid antwortete nur eine Sinneszelle. Hin und wieder auftretende Unruhen der Grundlinie von sehr niedrigem Potential

stammten vielleicht von einer 2. Sinneszelle. Die typischen Frequenzen bei 10^{-1} mol Lösung (Abb. 20a) adaptierten in dem hier gezeigten Beispiel nach etwa 12–15 min bis zu einem konstanten Endwert. Die

Impulse folgen in annähernd gleich großen Abständen aufeinander und sind nicht wie die *h*-Impulse bei NaCl lose gruppiert. Stärkere Konzentrationen unterscheiden sich in ihrer Wirkung anfangs kaum von der 10^{-1} mol Lösung (Abb. 20 b). Im typischen Fall adaptiert der Rezeptor bei 1 mol Lösung nach kurzer Zeit aber entweder vollständig, oder es kehren die Impulse nach einigen ruhigen Minuten noch einmal in Form einer lockeren (hinsichtlich der Impulsfolge) Salve wieder, um dann zu verschwinden.

Ringer (nach EPHRUSSI und BEADLE: 0,7 % NaCl, 0,035 % KCl und 0,02 % CaCl_2). Die Ringerlösung hatte ihrer Zusammensetzung ent-

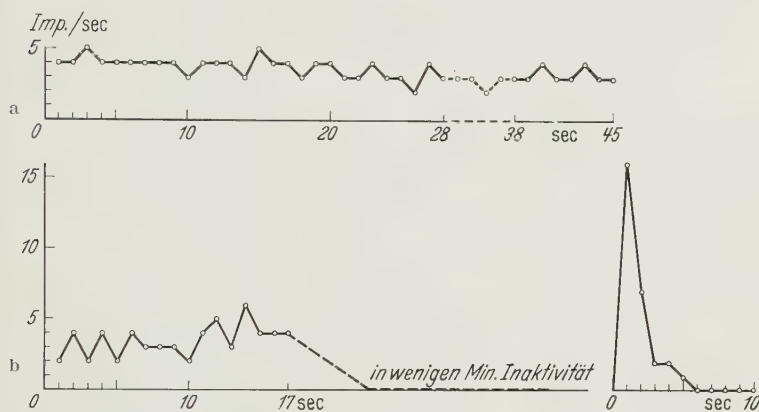


Abb. 20. a Antwort eines Schmeckhaares (Test 87, A-Haar) auf 10^{-1} mol CaCl_2 . b Antwort von 2 Schmeckhaaren (links: Test 124, B-Haar; rechts: Test 121, A-Haar) auf 1 mol CaCl_2 . Ordinat: Impulse/sec. Abszissen: Zeit in Sekunden. (Erst 3 sec nach Reizbeginn registriert, die Anfangserregung fehlt)

sprechend die durch geringe Konzentrationen von KCl bedingten ansteigenden und abfallenden Erregungen zur Folge. Sie ist auch in 10facher Verdünnung kein brauchbarer Elektrolyt zum Testen unpolarer Stoffe, weil sie unregelmäßige Erregungsmuster mit Antworten mehrerer Sinneszellen liefert.

Zusammenfassung. Chloride von Natrium, Kalium und Calcium haben bei verschiedenen Konzentrationen jeweils verschiedene Erregungsmuster zur Folge. Sie unterscheiden sich nicht nur in der Frequenz und Adaptation sondern bei Natrium und Kalium auch in der jeweils gegenläufigen Beteiligung von *zwei* Sinneszellen. Die Impulse dieser Rezeptoren werden bei Natrium mit *h*- und *n*-Impulsen und bei Kalium mit *h'*- und *n'*-Impulsen bezeichnet. Vorläufig besteht noch kein Anhaltspunkt für die Zuordnung der *h*- und *h'*-Impulse bzw. der *n*- und *n'*-Impulse zu gleichen Sinneszellen.

b) Nichtelektrolyten. *Aqua bidest.* (über den Ionenaustauscher gewonnen und vor dem Gebrauch zur Entfernung der Kohlensäure

aufgekocht). Die Leitfähigkeit dieses Wassers reichte immer noch aus, um die Aktionsströme eines Tasthaares zu registrieren. Das Schmeckhaar reagierte auf Aqua bidest. nur mit vereinzelt Impulsen niedrigen Potentials (Test 669—674).

HODGSON und ROEDER (1956) und auch MORITA u. Mitarb. (1957a) wandten Aqua dest. nur nach Reizung mit Elektrolyten an und stellten dann eine Inaktivität des Rezeptors fest. Dies ist nach den Erfahrungen bei *Leptinotarsa* zu erwarten. Eine 2. Reizung des Schmeckhaares mit einer gegenüber der vorhergehenden verdünnten Lösung hat immer zumindest eine Frequenzerniedrigung zur Folge, häufig sogar aber vorübergehende Inaktivität. Der Gebrauch von Aqua dest. nach vorheriger Reizung mit einem Elektrolyten ist praktisch das gleiche.

Zucker. Zuckerlösungen ohne Zusatz eines Elektrolyten waren genügend leitfähig, um Impulse niedrigen Potentials zu registrieren. Bei 0,1 mol Rohrzuckerlösung wurden 6—8 Impulse/sec ohne schnelle Adaptation beobachtet. Das Vorhandensein eines Zucker-Rezeptors wird durch diesen Befund wahrscheinlich.

Abb. 21 zeigt die Antworten eines Schmeckhaares auf nacheinander folgende Reizung mit:

1. 0,1 mol NaCl;
2. 0,1 mol Rohrzuckerlösung in 0,1 mol NaCl;
3. 1 mol Rohrzuckerlösung in 0,1 mol NaCl.

Wenn die 2. und 3. Reizlösung bei anderen Haaren jeweils als die 1. Testsubstanz verwendet wurde, gab es dieselben Erregungsmuster. Die Antwort wurde also durch die vorhergehende Reizlösung nicht beeinflusst. Die Anwesenheit von Rohrzucker verminderte die Frequenz der *h*-Impulse auf NaCl und erniedrigte mit ansteigender Konzentration in steigendem Maß die Potentiale der auftretenden Impulse. Bei Test 348c (Abb. 21) deutete sich neben den *h*-Impulsen von NaCl eine 2. Impulsart an. An der schnellen Aufeinanderfolge von 2 Impulsen ist das zu erkennen. Die 2. Impulsart wird vom Zucker-Rezeptor stammen, der sich bei so hohen Konzentrationen vielleicht gegen die Wirkung des Natriumchlorids durchsetzt. Natriumchlorid verminderte anscheinend umgekehrt die Frequenz der für Zucker typischen Impulse niedrigen Potentials, die sich ohne Elektrolytzusatz beobachten ließen. Die Verwendung von Glukose an Stelle von Rohrzucker brachte dieselben Ergebnisse (vgl. hierzu die übereinstimmenden Befunde von DETHIER (1956) Abb. 15 und von HODGSON¹).

Zusammenfassend ist über die Versuche mit Nichtelektrolyten zu sagen:

Auf Aqua bidest. reagierte das Schmeckhaar nur mit vereinzelt Impulsen niedrigen Potentials.

¹ HODGSON, E. S.: Electrophysiological studies of arthropod chemoreception. — II. Responses of labellar chemoreceptors of the blowfly to stimulation by carbohydrates. *J. ins. Physiol.* **1**, 240 (1957). Es gelang erst während des Druckes, diese Arbeit einzusehen.



Abb. 21. Fortlaufende Frequenzen auf nacheinander folgende Reizung eines Schneckenhaares (Test 348, B-Haar) mit: 348 a 0,1 mol NaCl; 348 b 0,1 mol NaCl; 348 c 1 mol Rohrzuckerlösung in 0,1 mol NaCl. Die Potentiale sind vergleichbar, da immer mit derselben Verstärkung registriert wurde (20–40 sec nach Beginn der Reizung)



Abb. 22. Antworten von 3 Chemorezeptoren auf 2% Solanin in 0,1 mol NaCl. (Mit einer Verstärkung registriert; 20—40 sec nach Reizbeginn.) Test 237, B-Haar: Salve mit anschließender Inaktivität (zwischen 237' und 237'' fehlen 4 sec ohne Aktionsströme). Test 232, A-Haar: Die Salve folgt erst in 60 sec. Test 233, A-Haar: Nach der Salve

Die Reizung des Chemorezeptors mit Zuckerlösungen ohne Elektrolytzusatz macht es wahrscheinlich, daß das Schmeckhaar einen Zucker-Rezeptor besitzt. Applikationen von Zuckerlösungen mit Elektrolytzusatz weisen andeutungsweise auch darauf hin (Test 348c). Zuckerlösungen in 0,1 mol NaCl erniedrigen die Frequenz der *h*-Impulse auf NaCl und erniedrigen auch die Potentiale der auftretenden Impulse. Es hat den Anschein, als wenn umgekehrt Natriumchlorid die Frequenz der für Zucker typischen Impulse erniedrigt.

c) Alkaloidglykoside. *α -Solanin*. Das Schmeckhaar reagierte auf Konzentrationen von 20/100 Solanin (Zahl der Teste: 14) und höher mit salvenartigen Erregungen wie auf den Preßsaft von *Solanum chacoense* (s. Abb. 6 bei STÜRCKOW und QUADBECK). Bei 10/100 Solanin traten keine Salven mehr auf (Zahl der Teste: 6). Der Schwellenwert für eine salvenförmige Signalfolge liegt also zwischen 1 und 20/100. Der Käfer frißt Kartoffellaub mit einem Gehalt von 30/100 Solanin ohne weiteres (Abb. 11). Die salvenförmige Erregung des tarsalen Chemorezeptors erfolgt aber schon bei etwa 1,50/100.

Für Solanin, das in 0,1 mol NaCl gelöst war, lag der Schwellenwert für den Einsatz der Salve auch um 1,50/100. Die Mischung mit NaCl, dessen Erregungsmuster hinreichend bekannt war (Abb. 18c), versprach Aufschluß über die Herkunft der salvenartig aufeinanderfolgenden Impulse. Sie mußten von einer 3. Sinneszelle stammen, wenn die *h*- und *n*-Impulse des Natriumchlorids auch während der Salve erschienen. Das Erregungsmuster von NaCl wurde durch das Solanin aber unterdrückt (Abb. 22). Manchmal bestand es bis zum Beginn der Salve noch mit normaler Frequenz (Test 237'). Häufig wurde seine Frequenz aber schon lange vor Beginn der Salve erniedrigt (Test 232). Kurz nach der Salve war immer elektrische Inaktivität zu beobachten, die erst langsam von einzelnen Impulsen (Test 233) oder auch von kleinen Impulsgruppen (Test 237'') durchbrochen wurde. Die Wirkung des Solanins gleicht damit der des *Solanum chacoense*-Preßsaftes, der bis zum Beginn der Salve manchmal das für *Solanum tuberosum* typische Erregungsmuster zeigt (Abb. 6 bei STÜRCKOW und QUADBECK) und nach der Salve dieselbe Inaktivität wie Solanin aufweist.

Tomatin. Die Alkaloidglykoside wurden wegen ihrer geringen Wasserlöslichkeit sowohl im Fraßtest als auch im elektrophysiologischen Test als Chlorhydratlösungen (p_H 5—6) verwendet. Tomatin löste aber noch Salven in so geringen Konzentrationen aus, daß eine gesättigte wäßrige Lösung ($= 10^{-4}$ mol) benutzt werden konnte (Trockengewicht durch Eindampfen über H_2SO_4 bei Zimmertemperatur bestimmt). Der Schwellenwert für die Auslösung einer Salve wurde noch nicht genau ausgetestet. Es ist anzunehmen, daß er um 0,10/100 ($= 10^{-4}$ mol) liegt,

etwa 10fach niedriger als bei Solanin. Eine 90%ige Futtervergiftung durch Tomatin wird mit einer Konzentration von 30_{00} im Kartoffellaub erreicht. Bei einem Gehalt des Laubes von etwa 10_{00} Tomatin frißt der Käfer normale Mengen (Abb. 11). Bei Reizung des tarsalen Chemo-

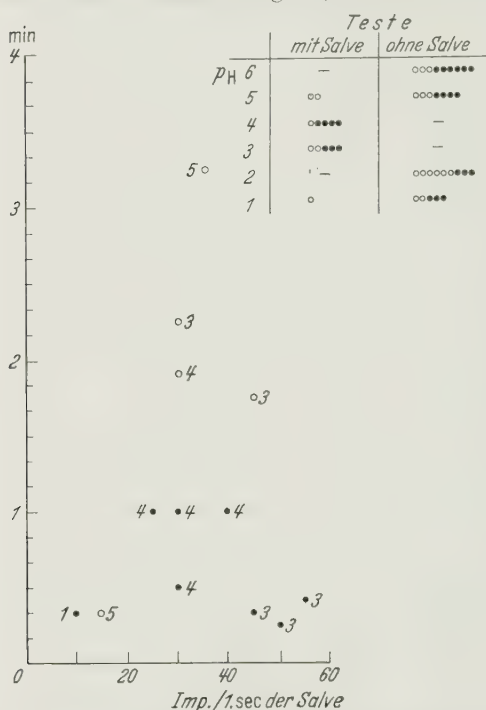


Abb. 23. Rechts oben: Zahl der durchgeführten Teste mit 10^{-4} mol Tomatinlösung verschiedener pH-Werte. Links: Intensität der Salven und Zeit ihres Auftretens nach Reizbeginn in Beziehung zum pH-Wert der Tomatinlösung gesetzt. Ordinate: Zeit nach Reizbeginn. Abszisse: Impulse in der ersten Sekunde der Salve; pH neben den gefundenen Daten angegeben; schwarzer Kreis: A-Haare; weißer Kreis: B-Haare

rezeptors mit $0,10_{00}$ Tomatin erhält man schon eine salvenförmige Entladung.

Versuche mit 10^{-4} mol Tomatinlösung verschiedener pH-Werte (pH 1—6 durch Zusatz von HCl eingestellt) gaben Aufschluß über Beziehungen zwischen dem Auftreten der Salve und dem pH-Wert der Testlösung (Beobachtungszeit: 4 min). Die Verwendung eines Puffers war für diese Zwecke wegen der Empfindlichkeit der Schmeckhaare für Ionen nicht möglich. Salven traten nur im Bereich zwischen pH 3 und 5 auf (Abb. 23). Oberhalb und unterhalb dieser pH-Werte kam es nicht — außer einer kleinen Salve bei pH 1 — zu salvenförmigen Entladungen. Ein Vergleich zwischen dem pH-Wert der Tomatinlösung und der Form der Salve deutete weitere Zusammenhänge an.

Eine Salve läßt sich durch 3 Größen charakterisieren:

1. Die Zeit ihres Auftretens nach Beginn des Reizes;
2. ihre Intensität, die in der Zahl der Impulse in der ersten Sekunde zum Ausdruck kommt, und
3. ihre Dauer.

Hier wurde nur die Zeit ihres Auftretens nach Beginn des Reizes und ihre Intensität berücksichtigt.

Der Einfluß des pH-Wertes auf die Art der Salve geht aus Abb. 23 hervor. Bei größerer Azidität setzten die Salven schneller und mit größerer Intensität ein als bei höheren pH-Werten. (Die A-Haare

reagierten im Verhältnis zu den B-Haaren mit schneller einsetzenden Salven.) Im Grenzbereich des Erscheinens der Salven (oberhalb und unterhalb von p_H 5—3) mögen andere Gesetzmäßigkeiten zutreffen.

Zur Kontrolle der Untersuchungen mit 10^{-4} mol Tomatinlösung verschiedener p_H -Werte wurde Salzsäure verschiedener p_H -Werte geprüft. Hierauf erfolgten nie salvenförmige Entladungen, sondern nur Antworten mit fortlaufenden Frequenzen, die mit fallendem p_H -Wert anstiegen (Abb. 24 unten). Die Anfangsfrequenz stieg bei größerer Azidität

auch an und sank auch bei p_H 1 nicht ab, was für die fortlaufende Frequenz zutrif. Auf Abb. 24 oben sind zum Vergleich die fortlaufenden Frequenzen auf Reizung mit Tomatin angegeben. Im Bereich der Salvenreaktion wurde die für die Salzsäure typische Frequenz bis auf einzelne Impulse, die hin und wieder durchkamen, unterdrückt. Bei p_H 1 und 2 sind die für die Salzsäure typischen Frequenzen vollständig da (Abb. 24 und 25). Bei p_H 5 und 6 treten sie etwas niedriger auf als bei Salzsäure. Tomatin unterdrückt also auch andere Impulse, wenn es Reaktionen in Form einer Salve verursacht.

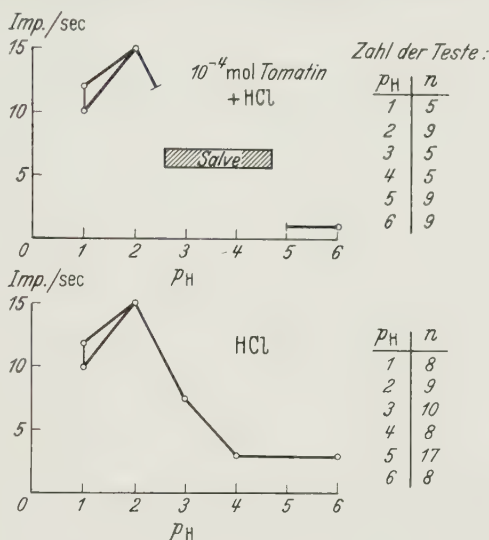


Abb. 24. Durchschnittliche fortlaufende Frequenz bei Reizung der Chemorezeptoren mit 10^{-4} mol Tomatinlösung verschiedener p_H -Werte (oben) und mit Salzsäure verschiedener p_H -Werte (unten). Ordinaten: Impulse/sec. Abszissen: p_H -Werte. Rechts: Anzahl der Tests

BARBER fand bei *Limulus* eine Schädigung der Chemorezeptoren ab p_H 0,9. Die Befunde bei *Leptinotarsa* deuten für p_H 1 dasselbe an; die vorher mit zunehmender Azidität ansteigende Frequenz erniedrigte sich dort, und die Ableitungen wurden schlecht.

Alkaloidglykoside allgemein. Selten wurden salvenförmige Signalfolgen registriert, die deutlich Salven verschieden hohen Potentials zeigten. Abb. 26 zeigt solche Salven, die von zwei Sinneszellen stammen dürften. In der Regel sieht man bei den Alkaloidglykosiden und dem *Solanum chacoense*-Preßsaft immer nur Salven hohen Potentials. Eine Erhöhung des Potentials gegenüber den vorher registrierten Impulsen zu Beginn der Salve (Abb. 22, Test 237 und Abb. 25, Test 824 und 841) und eine allmähliche Potentialerniedrigung zum Ende der Salve sind häufig beobachtet worden. Bei hoher Konzentration der Alkaloid-

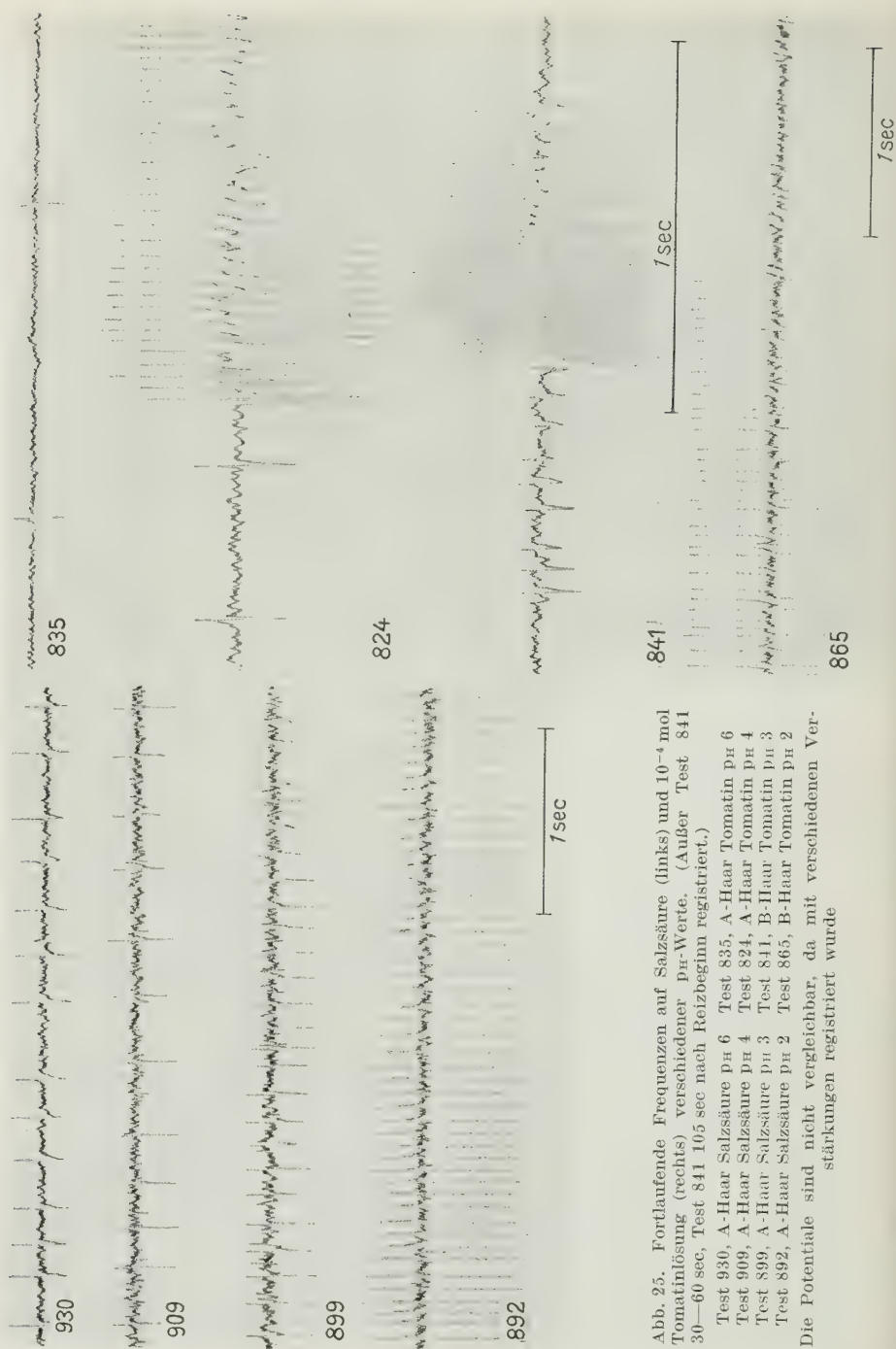


Abb. 25. Fortlaufende Frequenzen auf Salzsäure (links) und 10^{-4} mol Tomatinlösung (rechts) verschiedener pH -Werte. (Außer Test 841 30—60 sec, Test 841 105 sec nach Reizbeginn registriert.)

Test 930, A-Haar Salzsäure pH 6 Test 835, A-Haar Tomatin pH 6
 Test 909, A-Haar Salzsäure pH 4 Test 824, A-Haar Tomatin pH 4
 Test 899, A-Haar Salzsäure pH 3 Test 841, B-Haar Tomatin pH 3
 Test 892, A-Haar Salzsäure pH 2 Test 865, B-Haar Tomatin pH 2

Die Potentiale sind nicht vergleichbar, da mit verschiedenen Verstärkungen registriert wurde

glykoside (Tomatin, Solanin, Chaconin und Demissin) trat die Salve allgemein früher und intensiver (bis zu 50 Impulsen/sec) auf als bei niedrigen Konzentrationen. Bei geringen Konzentrationen wurden weniger intensive, sog. Dauersalven (mehrere Minuten lang) mit etwa 15—30 Impulsen/sec beobachtet. Sie endeten entweder mit einem Anstieg zu höheren Frequenzen und plötzlichem Ende oder wurden allmählich immer lockerer und lösten sich schließlich auf. Bei noch niedrigeren Konzentrationen (im Bereich der Schwellenwerte) traten nur kurze Salven auf (etwa 1—10 sec lang). Häufig setzten sie erst

304

305.

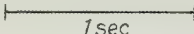

 1 sec

Abb. 26. Aktionsströme auf 2‰ Tomatin mit Salven niedrigen und hohen Potentials. Test 304, A-Haar, Test 305, B-Haar

einige Minuten nach Beginn der Reizung ein und hatten eine kurze 2. oder auch 3. Salve zur Folge.

Zusammenfassung. Für Solanin liegt der Schwellenwert für den Einsatz einer salvenartigen Signalfolge um 1,5‰ und für Tomatin um 0,1‰ (oder etwas niedriger). Unterhalb der Schwellenwerte treten keine Salven auf, oberhalb dieser Konzentration treten Salven auf. — Die Reaktion des Chemorezeptors in Form einer Salve ist bei 0,1‰ Tomatin vom p_H -Wert abhängig. — Die Salvenreaktionen auf Tomatin und Solanin unterdrücken die für NaCl und HCl typischen Frequenzen. — Eine Sinneszelle liefert anscheinend die Salve (*h*-Salve) auf die Alkaloidglykoside (Solanin, Tomatin, Chaconin und Demissin). Selten wurden darauf aber auch Salven niedrigen Potentials beobachtet (*n*-Salve), die vermutlich von einer zweiten Sinneszelle stammen.

d) Insektizide. *E 605 forte* (Bayer) ist gegen den Käfer als Schädling nicht sehr wirksam und findet in der Praxis zugunsten des wirksameren *E 838* (Potasas) auch keine Verwendung gegen ihn. Das Schmeckhaar wurde aus theoretischen Gründen damit gereizt, und zwar in 10facher Konzentration wie sie in der Praxis gegen andere Schädlinge verwendet wird. Die Aktionsströme auf *E 605* ähnelten denjenigen auf NaCl und

waren auch nach einstündiger Einwirkung der $10^{-1}\%$ igen Lösung unverändert (Abb. 27). Dasselbe traf für eine $10^{-4}\%$ ige Lösung zu. Als aber während der Ableitung der Aktionsströme das offene Tibiaende mit E 605 ($10^{-4}\%$) betupft wurde, traten fast gleichzeitig mit den anderen Impulsen solche niedrigen Potentials auf. Nach kurzer Zeit

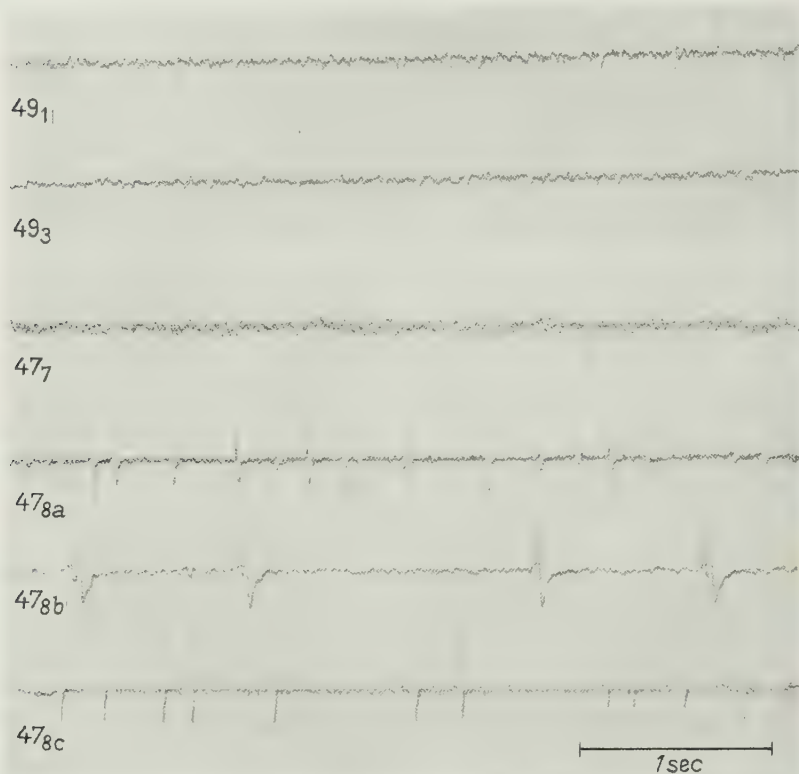


Abb. 27. Die Erregungsmuster von 2 Schmeckhaaren auf E 605 forte.

- Test 49₁, B-Haar 20 sec nach Reizbeginn mit $10^{-1}\%$ iger Lösung
 Test 49₃ 1 Std nach Beginn der Reizung
 Test 47₇, B-Haar 1 Std nach Reizbeginn mit $10^{-4}\%$ iger Lösung
 Test 47_{8a} kurz nach dem Betupfen des offenen Tibiaendes mit E 605
 Test 47_{8b} dasselbe stärker aufgelöst (Maßstab = 0,25 sec)
 Test 47_{8c} dasselbe 20 sec später, die Impulse niedrigen Potentials sind wieder verschwunden.

waren sie wieder verschwunden (Abb. 27). Ob diese Reaktion dem E 605 oder dem in der Lösung enthaltenen Emulgator zuzuschreiben ist, blieb ungeklärt.

Ein 3 Tage auf E 605 getränktem Papier gehaltener Käfer zeigte kaum Vergiftungserscheinungen (Tremor fehlte). Die Antwort seiner Schmeckhaare auf 0,1 mol NaCl (Abb. 28) war jedoch von höherer

Frequenz als üblich. Eine größere Sensibilität — in diesem Fall mit Sicherheit durch E 605 verursacht — machte sich bemerkbar.

Aktiv-Gesarol 50 (Geigy) wird gegen den Käfer mit großer Wirksamkeit in 0,2%iger Lösung gespritzt. Das Erregungsmuster des Chemo-rezeptors auf 0,1%ige Lösung (Abb. 29) gleicht dem einer schwachen Salzlösung. Es zeigte sich nur anfangs einige Male eine gewisse Unruhe im Verlauf der Basislinie. Nach einer Reizdauer von 45 min war keine

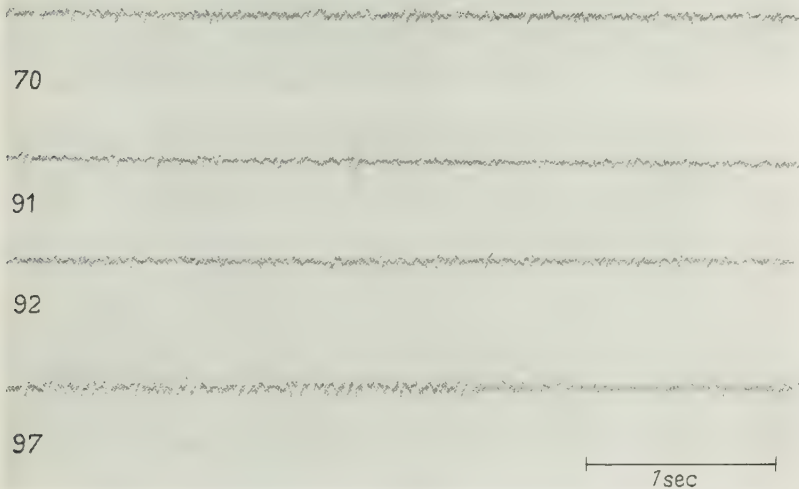


Abb. 28. Erregungsmuster auf 0,1 mol NaCl von Chemorezeptoren eines mit E 605 vergifteten Käfers (20—50 sec nach Reizbeginn)

Test 70, A-Haar das Schmeckhaar eines gesunden Käfers zum Vergleich mit 0,1 mol NaCl gereizt

Test 91, B-Haar Schmeckhaar des vergifteten Tieres

Test 92, B-Haar Schmeckhaar des vergifteten Tieres

Test 97, A-Haar Schmeckhaar des vergifteten Tieres, einige Sekunden später adaptierte dieses Haar vollständig

Die Antworten des vergifteten Tieres zeichnen sich durch etwas höhere Frequenzen (besonders beim A-Haar) aus

Veränderung in der Antwort des Haares eingetreten. Die Kapillare lief dann plötzlich aus. Die Haarbasis des Schmeckhaares und der benachbarten Tangorezeptoren wurde mit Aktiv-Gesarol umspült. Daraufhin veränderte sich das Erregungsmuster sofort. Es traten Impulsgruppen auf, die zumindest von 2 Sinneszellen stammten, vielleicht aber auch von noch mehr Rezeptoren.

Wenn ein Käfer 5 Std auf mit Aktiv-Gesarol getränktem Papier gehalten wurde und starke Vergiftungserscheinungen zeigte, antworteten seine Schmeckhaare auf 0,1 mol NaCl auch mit Impulsgruppen (Abb. 30). Das Erregungsmuster auf NaCl schien dabei unverändert bis auf den



Abb. 29. Reizung eines Schneeklaares mit Aktiv-Gesarol (10 %).

Test 46b, B-Haar 20—40 sec nach Reizbeginn
 Test 46c 45 min nach Reizbeginn
 Test 46d wenige Minuten später, nachdem die Kapillare ausgelaufen war
 Test 46e 1 Std nach Auslaufen der Kapillare und ständiger Reizung derweil

Ersatz einzelner Impulse durch Impulsgruppen aufzutreten. Welche Komponente des Aktiv-Gesarols (DDT oder HCH) die Impulsgruppen auslöst, blieb unbeantwortet.

SMYTH und ROYS fanden für DDT Vergleichbares. Sie leiteten vom Fliegenbein Aktionsströme nach Reizung mit Toluol- und DDT-Dampf ab. DDT erregte dabei keine Sinneszellen, sondern veränderte nur die für Toluol typischen Aktionsströme zu hochfrequenten Spikegruppen.

Zusammenfassend ist über die Tests mit den Insektiziden zu sagen, daß sowohl E 605 als auch Aktiv-Gesarol über die Rezeptormembran des Schmeckhaares nur fortlaufende Erregungsmuster wie auf schwache Kochsalzlösungen hervorrufen. Dringen die Kontaktgifte aber durch

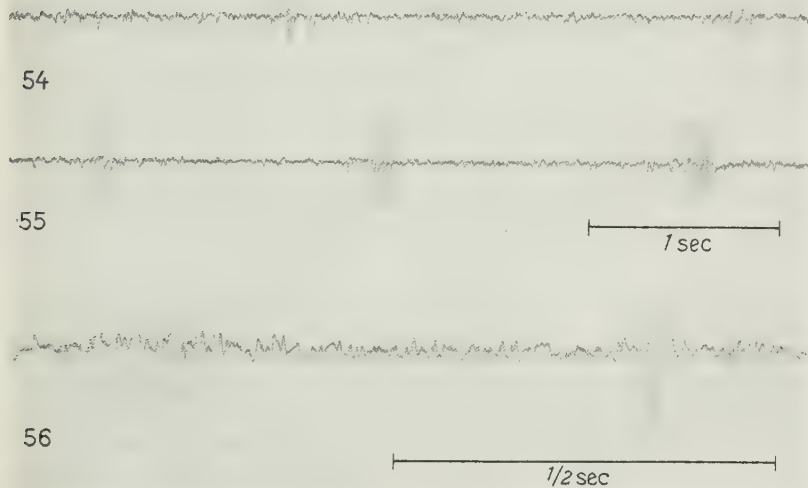


Abb. 30. Erregungsmuster auf 0,1 mol NaCl von Schmeckhaaren eines mit Aktiv-Gesarol vergifteten Käfers (20—50 sec nach Reizbeginn). Test 54, B-Haar; Test 55, B-Haar; Test 56, B-Haar

die Kutikula, dann antworten die Chemorezeptoren auf 0,1 mol NaCl bei der Vergiftung mit E 605 mit höherer Frequenz als üblich und bei der Vergiftung mit Aktiv-Gesarol mit Impulsgruppen mehrerer Sinneszellen.

e) **Pflanzensäfte.** Die Erregungsmuster auf Preßsäfte von Blättern, die der Käfer gerne frißt und solche, die der Käfer verschmäht oder nur gelegentlich anbeißt, interessierten. Die Preßsäfte wurden in der Regel aufgekocht und filtriert, da sie sonst in der Kapillare koagulierten. Eine Änderung der Aktionsströme hatte diese Behandlung nicht zur Folge. Ebenso veränderte eine Gefriertrocknung des Filtrats nicht das Erregungsmuster, wenn die Trockensubstanz hinterher in derselben Konzentration wieder gelöst wurde. Es wurden die Preßsäfte von Blättern geprüft, die der Käfer

gerne frißt:

Solanum tuberosum L.

im allgemeinen nicht frißt:

*Solanum chacoense**Solanum lycopersicum* L.*Solanum demissum* (Stamm R 521)*Solanum nigrum* L.*Galinsoga parviflora* Cav.*Raphanus sativus* L.*Urtica dioica* L.*Dahlia* Cav.

Die gegensätzlichsten Säfte hinsichtlich der geschmacklichen Wirkung sind davon wahrscheinlich die der Kulturkartoffel und der homozygot Käfer-resistent gezüchteten (TORKA) Wildkartoffel *Solanum chacoense* = *Solanum subtilis* Britt. (BRÜCHER), die von *Leptinotarsa* außer einem geringen Prozentsatz resistenter Tiere nicht gefressen wird.

Solanum tuberosum wird mit einem — bis auf geringe Adaptation — über Stunden gleichbleibenden Erregungsmuster beantwortet (Abb. 31), das offensichtlich die Aktionspotentiale von mehreren Sinneszellen enthält. Etwa 200 Haare sind geprüft worden. Als Ausnahme gelten kleine hochfrequente Impulsgruppen (Test 143) und die Erregung in Form einer Dauersalve. Test 147 zeigt eine Dauererregung mit etwa 12 Impulsen/sec, es wurden auch solche bis zu etwa 30 Impulsen/sec beobachtet. In einem einzigen Fall kam es nach kurzer so starker Erregung sogar zur vollständigen Inaktivität, wie sie bei den Salven auf die Alkaloidglykoside beobachtet wird. *Solanum tuberosum*-Blätter enthalten bis zu 0,3₁₀₀ Solanin + Chaconin (KUHN, LÖW und TRISCHMANN 1955). Es wird vermutet, daß der Gehalt des *Solanum tuberosum*-Preßsaftes an Alkaloidglykosiden an den Schwellenbereich des Haares für salvenförmige Entladungen grenzt.

Solanum chacoense wird im Gegensatz zu *Solanum tuberosum* in der Regel mit intensiven Salven beantwortet, die bald (10—60 sec) nach Reizbeginn einsetzen und den Salven auf hohe Alkaloidglykosidkonzentrationen gleichen (vgl. Abb. 22 mit Abb. 6 bei STÜRCKOW und QUADBECK). Es wurden ebenfalls rund 200 Schmeckhaare geprüft.

Die Erregungsmuster auf die übrigen Pflanzensäfte glichen im großen und ganzen denen auf *Solanum tuberosum*. Es wurden aber auch hier einige Male Antworten mit fortlaufend höheren Frequenzen beobachtet. Mit wenig Impulsen/sec sollen die Aktionsströme bezeichnet werden, die nicht mehr als 10 Impulse/sec enthielten. Sie ähnelten den üblichen Antworten auf *Solanum tuberosum*. Bei einer Beobachtungszeit von 1 min sahen die Erregungsmuster der anderen Pflanzensäfte folgendermaßen aus: s. Tabelle 2.

Aktionsströme, wie *Solanum chacoense* sie auszulösen vermag, traten bei den übrigen Pflanzensäften nie auf. Es traten hier aber auch Erregungen auf, die als Dauersalven zu bezeichnen sind. Bei *Solanum*

lycopersicum endete eine solche Erregung sogar mit einer Steigerung zu höheren Frequenzen und anschließender Inaktivität. Der Tomatingehalt

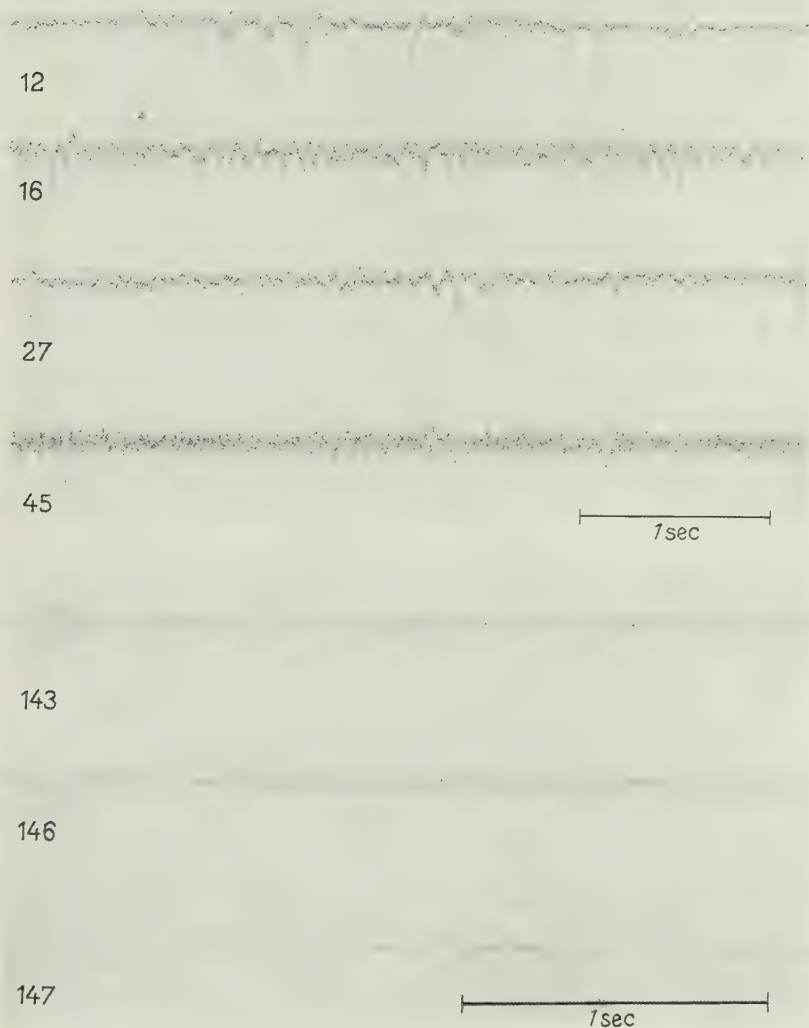


Abb. 31. Aktionsströme von 7 Chemorezeptoren auf Preßsaft von *Solanum tuberosum*-Blättern (aufgekocht und filtriert). In der ersten Minute nach Reizbeginn registriert. Test 12, B-Haar; Test 16, B-Haar; Test 27, B-Haar; Test 45, B-Haar; Test 143, B-Haar; Test 146, B-Haar; Test 147, A-Haar
Die Potentiale sind nicht vergleichbar, da mit verschiedenen Verstärkungen registriert wurde

der verwendeten Tomatenblätter scheint also an den Bereich des Schwellenwertes für salvenförmige Entladungen zu grenzen. Bei *Solanum nigrum*

werden auch Alkaloidglykoside die Dauersalven verursachen (vgl. hierzu die Larventeste von BUHR u. Mitarb.). Die Dauersalven auf die übrigen Pflanzensäfte, die nicht zu den Solanaceen gehören, werden als Antworten auf nicht zusagende Geschmacksstoffe anderer Art als die

Tabelle 2

Pflanze	Test	Haar- typ	Durchschnittlich Imp./sec.
<i>Solanum lycopersicum</i>	148	B	wenig
	149	A	20
	150	B	wenig
	151	A	wenig
	152	A	12 ¹
<i>Solanum demissum</i>	173	B	wenig
	174	A	wenig
	175	A	wenig
	176	B	wenig
<i>Solanum nigrum</i>	281	B	wenig
	282	A	20
	283	A	19
<i>Galinsoga parviflora</i>	153	B	wenig
	154	B	wenig
	155	A	wenig
	156	B	wenig
<i>Raphanus sativus</i>	157	B	25
	158	B	wenig
	159	A	wenig
	160	A	21
	161	B	wenig
<i>Urtica dioica</i>	162	B	wenig
	163	B	wenig
	164	B	wenig
	165	B	wenig
	166	A	11
<i>Dahlia</i>	167	B	wenig
	168	B	wenig
	169	B	wenig
	170	B	wenig
	171	A	wenig
	172	A	wenig

¹ Nach 2,5 min Steigerung der Frequenz mit folgender Inaktivität.

Alkaloidglykoside aufgefaßt. Der Chemorezeptor reagiert nämlich auch auf Stoffe anderer Art mit Salven (Venostasin 10^{-1} % und p-Toluylsäure-diäthylamid 10^{-3} mol verursachen noch Salven; Acetylcholin 10^{-3} % und Physostigmin 10^{-4} % haben eine salvenartige Anfangsfrequenz zur Folge). Die Tests mit den Pflanzensäften zeigen eine größere Empfindlichkeit der A-Haare als der B-Haare.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß der Chemorezeptor auf *Solanum tuberosum* in der Regel mit einem fortlaufenden Erregungsmuster bis zu 10 Impulsen/sec antwortet. Die Aktionsströme mehrerer Sinneszellen

sind darin enthalten. Ausnahmen dieser Erregungsmuster in Form von kleinen hochfrequenten Impulsgruppen und Dauererregungen bis zu 30 Impulsen/sec kommen selten vor. — Auf *Solanum chacoense* antwortet der Chemorezeptor in der Regel mit bald nach Reizbeginn einsetzender Salve, der Inaktivität folgt. (Die oralen Chemorezeptoren antworten auf *Solanum chacoense* und *Solanum tuberosum* in der gleichen Weise wie die tarsalen Schmeckhaare.) — Die übrigen Pflanzensäfte hatten Erregungsmuster zur Folge, die denen auf *Solanum tuberosum* ähneln. Das Auftreten von Dauersalven ließ sich hier aber etwas häufiger als bei *Solanum tuberosum* beobachten. Es wird als Antwort auf nicht zusagende Geschmacksstoffe betrachtet.

f) **Sekrets substanz.** MORITA u. Mitarb. (1957b) fanden während der Reizung des Chemorezeptors hin und wieder ein Sekrettröpfchen aus der Haarspitze austreten, dessen Ablösung eine Erniedrigung des vorher erhöhten Widerstandes mit sich brachte. Bei *Leptinotarsa* wurde ähnliches beobachtet. Manchmal bildete sich an der Haarspitze eine viskose Substanz, die beim Abziehen der Kapillare als Faden sichtbar wurde. Der Faden spann sich von der Haarspitze zur entrückenden Kapillare. Einmal löste sich beim Bewegen der Kapillare das Sekret ab, bevor die Kapillare vom Haar herunter genommen war. Dieses hatte eine sich schnell steigernde Erregung zur Folge (es wurde gerade mit 0,1 mol KCl gereizt). Ein Zusammenhang zwischen dem Austreten der viskosen Substanz und der Reizlösung konnte bisher nicht ermittelt werden. Sie wurde sowohl bei Pflanzensäften als auch Zuckern und Salzen beobachtet.

g) **Beugung des Chemorezeptors.** Beugungen der Schmeckhaare hatten ein unruhiges Erregungsmuster zur Folge, das entweder aus Aktionsströmen hoher Frequenz mit sofortiger vollständiger Adaptation nach Aufhören des Beugens bestand oder einfach nur eine Störung der Ableitung war. Letzteres ist wahrscheinlicher, weil gute Ableitungen der Aktionsströme nur möglich waren, wenn das Haar die Kapillarwand nirgends — auch nur ganz leicht — berührte. Es mußten weite Kapillaren zur Ableitung der Aktionsströme vom Chemorezeptor gewählt werden.

Besprechung der Ergebnisse

I. Verhaltensphysiologisch

Die Testlösung dringt über die Stomata des Kartoffelblattes an Stelle der entweichenden Luft in die Hohlräume des Schwammparenchyms ein. Das Abspülen der Scheiben nach der Infiltration befreit die Außenfläche des Blattes von der Testlösung. Beim Zerbeißen des Blattes

vermischt sich die in den Hohlräumen befindliche Testlösung mit dem Zellsaft. Die Fiederblätter der Kartoffel bestehen aus 86—88% Wasser. Durch die eingedrungene Infiltrationslösung erhöht sich der Wassergehalt noch. Man kann deshalb die errechnete Konzentration Testsubstanz pro Kartoffelblatt mit einer Lösung gleicher Konzentration in Kartoffelblatt-Saft vergleichen, wobei die Homogenität der Lösung durch den Grad der Vermischung von Testlösung und Zellsaft bestimmt wird. Bei unvollständiger Vermischung kommen die oralen Chemozeptoren mit einer höheren Konzentration der Testsubstanz in Berührung, aber nie mit einer niedrigeren. — Ein Vergleich der Konzentration Testsubstanz, die beim Fraßtest mit den oralen Chemozeptoren in Berührung kommt, mit der Konzentration Testsubstanz, die beim elektrophysiologischen Test den tarsalen Chemozeptor reizt, ist möglich, wenn man beachtet, daß beim Fraßtest eine Lösung der Testsubstanz in Kartoffelblatt-Saft vorliegt und die Homogenität dieser Lösung durch den Grad der Vermischung bestimmt wird, den das Zerbeißen der infiltrierten Blätter ergibt.

Die Testsubstanz pro Kartoffelblatt ist wie bei KUHN und GAUHE (1947b) auf unbehandeltes Kartoffelblatt bezogen. Genauer wäre die Angabe: Testsubstanz pro infiltriertes Kartoffelblatt weniger seine Trockensubstanz. Aus folgendem Beispiel geht hervor, daß auf diese Unterscheidung kein allzu großer Wert gelegt zu werden braucht. Die Streuung der Infiltrationen ist dafür zu groß, und der jeweilige Grad der Vermischung von Testlösung mit dem Zellsaft ist dafür zu unbekannt: Eine Blattscheibe von 60 mg wird z. B. mit 1%iger Lösung infiltriert und wiegt danach 80 mg. Das entspricht:

33 mg 1%iger Lösung auf 100 mg unbehandeltes Blatt oder
0,33 mg Testsubstanz pro 100 mg unbehandeltes Blatt.

Eine Scheibe von 60 mg besteht aus 53 mg Wasser, zu dem nach der Infiltration noch 20 mg Wasser hinzukommen. Das entspricht:

0,27 mg Testsubstanz pro 100 mg infiltriertes Blatt minus sein Trockengewicht.

In welcher Weise verschiedene Salze und Zucker den Fraß des Käfers beeinflussen, ließ sich mit Hilfe des Infiltrationstestes nicht ermitteln. Die infiltrierten Blätter wurden schnell dunkel und weich und verloren bald ihre Turgeszenz (Plasmolyse). Mit dem Gelatine-Test (KUHN und GAUHE 1947b) oder dem Eiweißglyzerin-Test (BUHR u. Mitarb.) läßt sich die Reaktion des Käfers auf verschiedene Salze und Zucker aber wahrscheinlich ermitteln. Eine Deutung der afferenten Meldung des Chemorezeptors auf diese Stoffe ist ohne die Durchführung der Fraßteste nicht möglich.

II. Elektrophysiologisch

1. Getast

Die bei gleich starker Beugung beobachtete langsamere Adaptation des Dornes gegenüber dem tibialen Tasthaar (Abb. 12) wird verständlich, wenn man die Stärke der Haare und ihre Einlassung in den Basalring (Abb. 7) vergleicht. Die mittlere Adaptation des tarsalen Tasthaares wird durch diese Betrachtung nicht ohne weiteres erklärt. Sie verlangt genauere Kenntnisse über die Endigung des peripheren Rezeptorfortsatzes im Basalring. — Die tibialen Tasthaare eines frisch geschlüpften Käfers unterschieden sich in ihrer Empfindlichkeit je nach ihrer topographischen Stellung (Abb. 13). Die distalen reagierten stärker als die proximalen. Die Pigmentierung und Erhärtung der Kutikula beginnt an den Klauen und setzt sich langsam in proximaler Richtung fort. Die distalen Haare werden schon härter und ihr Rezeptor damit erregbarer gewesen sein als die proximalen Haare.

Der Unterschied in der Erregung von Tangorezeptoren konnte zweimal auf Unterschiede der reizleitenden Abschnitte zurückgeführt werden: 1. den verschiedenen Bau von Dorn und tibialen Tasthaar und 2. die verschiedene Erhärtung von distalen und proximalen Tasthaaren der Tibia eines frisch geschlüpften Käfers. Die Erregung des tarsalen Tasthaares dürfte damit auch durch den Bau des reizleitenden Abschnittes — des Haares — bedingt sein und nicht auf anderer Leistungskapazität seiner Sinneszelle mit dem rezeptorischen Fortsatz beruhen.

2. Geschmack

a) **Salze und Salzsäure.** HODGSON und ROEDER (1956) erhielten bei *Phormia* auf Reizung des Schmeckhaares mit NaCl und KCl nur die Antwort einer Sinneszelle (L-fiber). Bei den Untersuchungen von MORITA u. Mitarb. (1957a) am Chemorezeptor von *Vanessa* hatte es manchmal den Anschein, als wenn zwei Sinneszellen auf NaCl antworten (Abb. 3Be und 4). Die vorhergehenden Tests mit Zucker bzw. Leitungswasser an demselben Haar ermöglichen jedoch keine Verwertung dieses Befundes.

Wenn ein Molekül oder Ion ausreicht, um den Aktionsstrom einer Sinneszelle auszulösen — bei der Empfindlichkeit der Sinnesorgane von Vertebraten und Avertebraten ist diese Annahme diskutabel — dann entsprechen Tests an einem Chemorezeptor mit mehreren nacheinander applizierten Stoffen einer Mischung dieser Substanzen.

Bei *Leptinotarsa* lösen Na- und K-Chloride mit Sicherheit die Aktionsströme von zwei Sinneszellen aus. Für Ca-Chlorid konnte die Antwort der 2. Sinneszelle nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Sie deutet sich vielleicht mit der zeitweiligen Unruhe der Basislinie als unvollständiger Erregungsablauf an. Es liegt nahe, die Impulse niedrigen

Potentials (n - und n' -Impulse) auf Na- und K-Chlorid als die Antworten eines für Kationen zuständigen Rezeptors zu betrachten. Auf das Na^+ würde er nur bei geringer Konzentration mit niedrigen Frequenzen und bald vollständiger Adaptation antworten. Auf das K^+ würde der Rezeptor dagegen auch bei sehr niedrigen Konzentrationen mit starker, abwechselnd ansteigend und abflauernder Erregung antworten. Bei höheren Konzentrationen der Na- und K-Chloride würde die Erregung des hypothetischen „Kationen-Rezeptors“ dann zugunsten des hypothetischen „Anionen-Rezeptors“ (h - und h' -Impulse) geringer. Unter Annahme dieser Hypothese würde die Frequenz des Anionen-Rezeptors nicht nur durch die Konzentration des Anions bestimmt, sondern auch durch das Kation (vgl. die Erregungen auf 1 mol NaCl und 1 mol KCl, Abb. 18a mit 19b).

Ferner würde der Chemorezeptor unter Annahme der aufgestellten Hypothese eine Säure über den Kationen- und Anionen-Rezeptor wahrnehmen, wobei der Einfluß des H^+ auf die Frequenz des Anionen-Rezeptors mit steigender Azidität immer geringer werden müßte (Abb. 24 und 25). Impulse einer 2. Sinneszelle, die als Antwort des Kationen-Rezeptors auf das H^+ aufzufassen wären, konnten auch bei schwachem Säuregrad nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Ob das ein Beweis gegen die angenommene Wahrnehmung einer Säure ist oder ein Einfluß des H^+ doch besteht — auch ohne Auslösung von Impulsen —, muß noch offenbleiben.

b) Wechselwirkungen. Unter der Annahme, daß das Cl^- immer nur Impulse einer Sinneszelle auslöst, würde die Frequenz dieses Rezeptors, wie schon erwähnt, bei Reizung mit Na- und K-Chlorid nicht nur vom Anion, sondern auch vom Kation bestimmt. Bei gleichzeitiger Reizung mit Zucker und NaCl erniedrigte der Zucker oder die Aktivität des Zucker-Rezeptors die Frequenz der h -Impulse auf NaCl. Zusätzlich hatte der Zucker mit steigender Konzentration in zunehmendem Maß eine Potentialerniedrigung aller auftretenden Impulse zur Folge. Die Vorgänge am Chemorezeptor, dessen Außenseite der rezeptorischen Membran von einer Testlösung umspült wird und dessen Inneres verschiedene Systeme (im Höchstfall 5) besitzt, zeigen also eine Wechselwirkung zwischen den Aktivitäten von zwei oder mehr Sinneszellen bei gleichzeitiger Reizung mit mehreren Ionen oder Molekülen. Das würde eine periphere und nicht erst zentrale Beeinflussung von Geschmackswahrnehmungen bedeuten. Beim Menschen ist die Abschwächung des Säuregeschmacks durch Zucker bekannt. Bei der Fliege erhöht Zucker die Reizschwelle für schlecht schmeckende Stoffe (Abb. 4 bei DETHIER 1955). Der verhaltensphysiologische Schwellenwert hinsichtlich der Ablehnung eines Stoffes ändert sich dort mit steigender Zuckerkonzentration bei Elektrolyten stark und bei Nichtelektrolyten schwach.

c) **Alkaloidglykoside.** Die Alkaloidglykoside lösen gewöhnlich Salven von einer Sinneszelle (*h*-Salve) aus, gelegentlich aber auch von einer zweiten (*n*-Salve). Sie könnten von 2 Alkaloidglykosid-Rezeptoren stammen. Da die Alkaloidglykoside aber Frequenzen auf NaCl und HCl unterdrücken — und zwar nach der Salve als auch schon einige Zeit vorher — oder zumindest erniedrigen, ist es naheliegend, anzunehmen, die Wirkung der Alkaloidglykoside sei die eines Modulators, der die Frequenzen der für andere Stoffe spezifischen Rezeptoren bestimmt.

Von der salvenförmigen Signalfolge des Chemorezeptors auf *Solanum chacoense*-Saft ist bekannt, daß sie dem Käfer einen unangenehmen Geschmack anzeigt. Der Schwellenwert mit der Bedeutung „unangenehm“ ist damit aber noch nicht bekannt. Es könnte sein, daß die bei niedriger Konzentration von Alkaloidglykosiden spät auftretenden, kurzen Salven dem Käfer einen angenehmen Geschmack anzeigen; und erst die lockere Dauersalve oder bei noch höherer Konzentration früh auftretende, intensive längere Salve einen unangenehmen Geschmack melden. Der gefundene Unterschied zwischen den afferenten Schwellenwerten für den Einsatz einer Salve und den efferenten Schwellenwerten für die Verschmähung des Futters könnte darin seinen Grund haben.

Beim Vergleich der Schwellenwerte werden afferente Signalfolgen von tarsalen Chemorezeptoren mit Antworten eines Erfolgsorgans verglichen, die auf afferenten Meldungen oraler Chemorezeptoren und ihrer zentralen Verarbeitung mit dem Hungergefühl beruhen. Die gefundenen Unterschiede können deshalb auch in der größeren Empfindlichkeit der tarsalen als der oralen Chemorezeptoren begründet sein oder in der zentralen Transformation der afferenten Meldung bei Abgleichung mit dem Hungergefühl.

d) **Insektizide.** Die Insektizide E 605 und Aktiv-Gesarol rufen, wie es von einem Schädlingsbekämpfungsmittel erwartet werden muß, über die Membran des Chemorezeptors keine Erregung hervor, die als unangenehmer Geschmack gedeutet werden könnte. Dringen die Gifte durch andere Eintrittspforten der Kutikula, so ist eine schädigende Wirkung auf die Sinneszellen nachzuweisen. Aktiv-Gesarol scheint dann wie die Alkaloidglykoside als Modulator auf Aktionsströme anderer Herkunft zu wirken; jedoch mit dem Unterschied, daß es nicht über die Membran des Chemorezeptors wirkt und die von ihm hervorgerufenen Modulationen nur aus kurzen, hochfrequenten Impulsgruppen bestehen (vgl. hierzu die von SMYTH und ROYS erhaltenen Ergebnisse mit DDT). Die Impulsgruppen erinnern an die von SCHNEIDER gefundenen Erregungsmuster auf Duftreize mit Cycloheptanon bei *Bombyx* (2. Reaktionstyp Abb. 7 und 11 bei SCHNEIDER). Er versucht sie als fast gleichzeitig auftretende Aktionsströme verschiedener Rezeptoren eines Riechsensillums zu erklären, ohne damit aber eine befriedigende Antwort

auf die unregelmäßige Zahl der Impulse je Gruppe gefunden zu haben. BURKHARDT (1958) fand beim Streckrezeptor von *Astacus* Impulsgruppierungen nur bei unphysiologischen Bedingungen (hohe Temperatur) und konnte ihre allmähliche Entstehung verfolgen. Damit hatte er den Beweis, daß die Gruppen nur im Schädigungsbereich der Sinneszelle oder ihres peripheren Fortsatzes auftreten. Für die Vergiftung mit Aktiv-Gesarol dürfte auch eine Schädigung der Sinneszelle oder ihres Dendriten angenommen werden. HOPP fand bei *Pediculus* nach Einwirkung von DDT und HCH auch an den Sinneszellen Schäden. SCHNEIDER erhielt die Impulsgruppen nur auf Duftreize mit Cycloheptanon. Bei Reizung mit Sorbinol oder dem Sexuallockstoff blieben sie aus. Vielleicht bewirkte Cycloheptanon in der angewandten Dosis eine Schädigung einer Riechsinneszelle, deren Aktionsströme daraufhin in verschieden großen Impulsgruppen auftraten.

c) **Pflanzensäfte.** *Solanum tuberosum*, *Solanum rostratum* DUN. und allen anderen Solanaceen, die der Käfer frißt (wahrscheinlich auch denen, die er nicht frißt) werden *Geschmacksstoffe* eigen sein, die ihm besonders zusagen. Dieses konnte bisher aber noch nicht bewiesen werden. Theoretisch wäre der Fraß bestimmter Solanaceen auch durch das bloße Vorhandensein attraktiver *Geruchsstoffe* und das Fehlen von fraßabschreckenden Stoffen zu erklären. Das Erregungsmuster des Schmeckhaares auf *Solanum tuberosum*-Saft kann als Antwort auf eine physiologische Lösung bestimmter Konzentration Zucker und Alkaloidglykoside aufgefaßt werden. Ein Hinweis auf einen attraktiven Geschmacksstoff konnte ihm bisher nicht entnommen werden. Es sei denn, die spät auftretenden, kurzen Salven, wie sie auch auf Alkaloidglykoside niedriger Konzentration beobachtet werden, wären ein Hinweis auf einen gut schmeckenden Stoff. Die Annahme, die Alkaloidglykoside wären in niedriger Konzentration ein attraktiver Geschmacksstoff für den Käfer und in hoher Konzentration ein Vergällungsmittel, ist nach den Kenntnissen über den menschlichen Geschmack diskutabel (vgl. dazu auch die Fraßteste Abb. 11).

Für *Solanum demissum*, *Solanum lycopersicum* und *Solanum chacoense* (zusammenfassende Literatur STÜRCKOW) und für *Solanum polyadenium* GREENM. (LANGENBUCH 1951, SCHREIBER) gilt dagegen als bewiesen, daß sie *Geschmacksstoffe* enthalten, die ihr Laub für *Leptinotarsa* vergällen. Diese Wildkartoffeln bzw. die Tomate besitzen außer den abstoßenden Geschmacksstoffen die den Solanaceen eigenen anziehenden Stoffe (bzw. anziehenden Stoff), die auf Geruchs- oder Geschmackssinn oder beides wirken. Je größer der Hunger wird, um so häufiger versuchen die Käfer, die Blätter der Wildkartoffeln bzw. der Tomate zu fressen, um sich nach einem oder einigen Einbissen immer wieder abzuwenden. Die hochfrequente, salvenartige Reaktion des Schmeck-

haares auf *Solanum chacoense*-Saft darf also als Antwort auf einen unangenehmen Geschmacksstoff gewertet werden.

Zusammenfassung

1. Innervierung und Sinnesorgane der Tibia und des Tarsus (zum Teil auch der Palpen) von *Leptinotarsa decemlineata* werden beschrieben.

2. Nach verhaltensphysiologischen Fraßtesten üben Demissin und Tomatin bei einem Gehalt von 3⁰/₀₀ im Kartoffellaub eine 90%ig wirk-same Vergällung des Futters aus, was für Solanin und Chaconin nicht zutrifft.

3. Elektrophysiologisch konnten Unterschiede in der Adaptation von 3 Typen von Tangorezeptoren an Tibia und Tarsus von *Leptinotarsa* festgestellt werden. Es konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß sie auf Unterschieden im Bau des reizleitenden Abschnittes — des Haares — beruhen und nicht auf verschiedenen Leistungskapazitäten der Sinneszellen und ihrer Dendriten.

4. Seltene Erregungsabläufe der 3 Tasthaare haben eine vorüber-gehende, langsam beginnende und auch allmählich wieder aufhörende Depression zur Folge. Es wird vermutet, daß diese bei Beugung des Haares in Richtung des sichtbaren, punktförmigen Rezeptorendes im Basalring auftreten.

5. Chloride von Natrium, Kalium und Calcium haben bei ver-schiedenen Konzentrationen jeweils verschiedene Erregungsmuster zur Folge. Sie unterscheiden sich nicht nur in der Frequenz und Adaptation, sondern bei Natrium- und Kaliumchlorid auch in der jeweils gegen-läufigen Beteiligung von 2 Sinneszellen. Die Impulse dieser Rezeptoren werden bei Natriumchlorid mit *h*- und *n*-Impulsen und bei Kalium-chlorid mit *h'*- und *n'*-Impulsen bezeichnet. Es ist vermutet worden, daß die *h*- und *h'*-Impulse von einem Anionen-Rezeptor und die *n*- und *n'*-Impulse von einem Kationen-Rezeptor stammen. Die Frequenz des Anionen-Rezeptors würde dann nicht nur von der Konzentration des Anions, sondern auch vom Kation bestimmt werden.

6. Reizungen des Chemorezeptors mit Zuckerlösungen ohne Zusatz eines Elektrolyten lösen Impulse niedrigen Potentials aus. Das Vor-handensein eines Zucker-Rezeptors wird damit wahrscheinlich. Reizun-gen mit Zuckerlösungen + Elektrolyt deuten eine periphere Wechsel-wirkung an, die mit steigender Konzentration in steigendem Maß das Erregungsmuster auf den Elektrolyten unterdrückt.

7. Die Alkaloidglykoside (Tomatin, Solanin, Demissin und Chaconin) erregen den Chemorezeptor von einer bestimmten Konzentration an in Form von salvenartigen Signalfolgen, die meistens von einer Sinnes-zelle (*h*-Salve) stammen, seltener aber auch von einer 2. Sinneszelle (*n*-Salve). Der Schwellenwert für den Einsatz der Salve liegt für Tomatin

etwa 10fach niedriger als für Solanin. Im Bereich des Schwellenwertes ist bei Tomatin das Auftreten der Salve vom p_H -Wert abhängig. Bei Reizung mit einer Mischung von Alkaloidglykosid und Elektrolyt wird das für den Elektrolyten typische Erregungsmuster unterdrückt. Die Wirkung der Alkaloidglykoside wird deshalb als die eines Modulators aufgefaßt, der die Frequenzen der für andere Stoffe spezifischen Rezeptoren bestimmt.

8. Die Insektizide E 605 und Aktiv-Gesarol wirken über die Membran des Chemorezeptors nicht vergiftend. Sie haben ein fortlaufendes Erregungsmuster wie auf schwache Salzlösungen zur Folge. Die Schmeckhaare eines mit E 605 vergifteten Käfers antworten auf NaCl mit höherer Frequenz als üblich und bei Vergiftung mit Aktiv-Gesarol mit Impulsgruppen an Stelle von einzelnen Impulsen. Die Impulsgruppen werden als Schädigung der Sinneszellen aufgefaßt.

9. Die Antwort des Chemorezeptors auf Preßsaft von *Solanum chacoense* in Form einer salvenartigen Signalfolge mit anschließender Inaktivität darf mit großer Wahrscheinlichkeit als Antwort auf einen schlecht schmeckenden Stoff gewertet werden. Das fortlaufende Erregungsmuster auf *Solanum tuberosum*-Saft kann als Antwort auf eine physiologische Lösung bestimmten Zucker- und Alkaloidglykosidgehalts aufgefaßt werden. Es ist nicht ausgeschlossen, daß niedrige Konzentrationen von Alkaloidglykosiden, wie den in *Solanum tuberosum* vorkommenden, einen attraktiven Geschmacksstoff für den Käfer darstellen.

10. Ein Vergleich zwischen dem afferenten Schwellenwert für das Auftreten einer Salve und dem efferenten Schwellenwert für die Verschmähung eines alkaloidglykosidhaltigen Futters blieb bisher ohne befriedigende Antwort, weil die Bedeutung der verschiedenen salvenartigen Signalfolgen für das Geschmacksempfinden des Käfers noch unbekannt ist.

11. Während der Reizung des Chemorezeptors wurde manchmal das Austreten einer viskosen Sekrets substanz aus der Haarspitze beobachtet. Nach Ablösung des Sekrets trat eine stark ansteigende Erregung ein (mit 0,1 mol KCl wurde gerade gereizt). Ein Zusammenhang zwischen dem Austreten des Sekrets und der Reizlösung wie auch ihrer Konzentration konnte bisher noch nicht ermittelt werden.

12. Die Beugung des Chemorezeptors hatte anscheinend keine mechanorezeptorischen Impulse mit sofortiger Adaptation, sondern nur Störungen der Ableitung zur Folge.

Literatur

- AUTRUM, H.: Über Gehör und Erschütterungssinn bei Locustiden. Z. vergl. Physiol. **28**, 580 (1941). — Schallempfang bei Mensch und Tier. Naturwiss. **30**, 69 (1942). — BARBER, S. B.: Chemoreception and proprioception in *Limulus*.

J. exp. Zool. **131**, 51 (1956). — BRÜCHER, H.: Cytologische und ökologische Beobachtungen an nordargentinischen Solanum-Arten der Section Tuberarium. Züchter **24**, 281 (1954). — BUHR, H., R. TOBALL u. K. SCHREIBER: Die Wirkung von einigen pflanzlichen Sonderstoffen, insbesondere von Alkaloiden, auf die Entwicklung der Larven des Kartoffelkäfers (*Leptinotarsa decemlineata* SAY). Ent. exp. appl. **1**, 209 (1958). — BULLOCK, T. H., and F. P. J. DIECKE: Properties of an infra-red receptor. J. Physiol. (Lond.) **134**, 47 (1956). — BURKHARDT, D.: Rhythmische Erregungen in den optischen Zentren von *Calliphora erythrocephala*. Z. vergl. Physiol. **36**, 595 (1954). — Die Erregungsvorgänge sensibler Ganglienzellen in Abhängigkeit von der Temperatur. (Untersuchungen an den abdominalen Streckrezeptoren des Sumpfkrebse, *Astacus leptodactylus*.) Habil.-Schr. Würzburg 1958. — CHAUVIN, R.: Nouvelles recherches sur les substances qui attirent le Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* SAY). Ann. Inst. nat. Rech. agronom., Sér. C Ann. Épiphyties **3**, 303 (1952). — CHIN, CH.-THE: Studies on the physiological relations between the larvae of *Leptinotarsa decemlineata* SAY and some solanaceous plants. Diss. Amsterdam 1950. — DETHIER, V. G.: The physiology and histology of the contact chemoreceptors of the blowfly. Quart. Rev. Biol. **30**, 348 (1955). — Chemoreceptor mechanisms. Molecular structure and functional activity of nerve cells. Publ. Amer. Inst. Biol. Sci. **1**, 1 (1956). — ELTRINGHAM, H.: On the tarsal sense-organs of Lepidoptera. Trans. roy. ent. Soc. London **81**, 33 (1933). — EPHRUSSI, B., and G. W. BEADLE: A technique of transplantation for *Drosophila*. Amer. Naturalist **70**, 218 (1936). — FISHER, R. A., and F. YATES: Statistical tables. 5. edit. London and Edinburgh 1957. — GRABOWSKI, C. T., and V. G. DETHIER: The structure of the tarsal chemoreceptors of the blowfly, *Phormia regina* MEIGEN. J. Morph. **94**, 1 (1954). — GRISON, P.: Étude succincte de quelques tactismes chez le Doryphore *Leptinotarsa decemlineata* SAY (Col. Chrysomelidae). Physiol. comp. oecol. **4**, 172 (1956). — HODGSON, E. S., J. Y. LETTVIN and K. D. ROEDER: Physiology of a primary chemoreceptor unit. Science **122**, 417 (1955). — HODGSON, E. S., and K. D. ROEDER: Electrophysiological studies of Arthropod chemoreception. J. cell. comp. Physiol. **48**, 51 (1956). — HOPP, H.: Histologische Veränderungen in den Organen der Kleiderlaus (*Pediculus vestimenti* N.) unter der Einwirkung von Insektiziden. Zool. Jb., Abt. Zool. u. Physiol. **64**, 267 (1953). — KUHN, R., u. A. GAUHE: Über die Bedeutung des Demissins für die Resistenz von *Solanum demissum* gegen die Larven des Kartoffelkäfers. Z. Naturforsch. **2b**, 407 (1947b). — KUHN, R., u. I. LÖW: Über Demissin, ein Alkaloidglykosid aus den Blättern von *Solanum demissum*. Chem. Ber. **80**, 406 (1947a). — KUHN, R., I. LÖW u. A. GAUHE: Über das Alkaloid-Glykosid von *Lycopersicum esculentum* var. *pruniforme* und seine Wirkung auf die Larven des Kartoffelkäfers. Chem. Ber. **83**, 448 (1950). — KUHN, R., I. LÖW u. H. TRISCHMANN: Die Konstitution des α -Chaconins. Chem. Ber. **88**, 1690 (1955). — LANGENBUCH, R.: Beitrag zur Klärung der Ursache der Kartoffelkäferresistenz der Wildkartoffel *Solanum polyadenium* GREENM. Nachrichtenbl. dtsh. Pflanzenschutzdienst **3**, 69 (1951). — Ist das Fehlen eines „Fraßstoffes“ oder das Vorhandensein eines „Vergällungstoffes“ die Ursache für die Resistenz der Wildkartoffel *Solanum chacoense* BITT. gegenüber dem Kartoffelkäfer. Z. Pflanzenkrkh. **59**, 179 (1952). — MEYER, G. F.: Vergleichende Untersuchungen mit der supravitalen Methylenblaufärbung am Nervensystem wirbelloser Tiere. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **74**, 339 (1954/55). — MORITA, H., S. DOIRA, K. TAKEDA and M. KUWABARA: Electrical response of contact chemoreceptor on tarsus of the butterfly, *Vanessa indica*. Mem. Faculty Sci. Kyushu Univ., Ser. E, Biol. **2**, 119 (1957a). — MORITA, H., and K. TAKEDA: The electrical resistance of the tarsal chemosensory hair of the butterfly, *Vanessa indica*. J. Faculty Sci. Hokkaido Univ., Ser. VI, Zool.

13, 465 (1957b). — NIJENHUIS, E. D., and D. DRESDEN: A micro-morphological study on the sensory supply of the mesothoracic leg of the American cockroach, *Periplaneta americana*. Proc. kon. ned. Akad. Wet. Ser. C **55**, 300 (1952). — OGJEWICZ, B.: Układ nerwowo-czuciowy i narządy zmysłowe odnóży motyli. Trav. Soc. Sci. Wilno, Cl. Sci. math. nat. **10**, 337 (1935). — Układ nerwowo-czuciowy i narządy zmysłowe odnóży błonkówek. Trav. Soc. Sci. Wilno, Cl. Sci. math. nat. **12**, 412 (1938). — Układ nerwowo-czuciowy i narządy zmysłowe odnóży chrząszczy. Stud. Soc. sci. Torunensis, Sect. E, Zool. **1** (3), 1 (1948). — PRINGLE, J. W. S.: Proprioception in insects. I. A new type of mechanical receptor from the palps of the cockroach. J. exp. Biol. **15**, 101 (1938). — PRÜFFER, J.: Untersuchungen über die Innervierung der Fühler bei *Saturnia pyri* L. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **51**, 1 (1929). — PUMPHREY, R. J.: Slow adaptation of a tactile receptor in the leg of the common cockroach. J. Physiol. (Lond.) **87**, 6P (1936). — RACIĘCKA, M.: Z badan nad unerwieniem kończyn u larw *Molanna angustata* CURT. (Trich.). Stud. Soc. sci. Torunensis, Sect. E, Zool. **2** (3), 1 (1950). — RICHARD, G.: La répartition des sensilles sur les pattes du *Calotermes flavicollis* FAB. Bul. Soc. zool. France **74**, 77 (1949). — L'innervation et les organes sensoriels de la patte du termite a cou jaune (*Calotermes flavicollis* FAB.) Ann. Sci. nat. Zool. **12**, 65 (1950). — SCHANZ, M.: Der Geruchssinn des Kartoffelkäfers (*Leptinotarsa decemlineata* SAY.). Z. vergl. Physiol. **35**, 353 (1953). — SCHNEIDER, D.: Elektrophysiologische Untersuchungen von Chemo- und Mechanorezeptoren der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. Z. vergl. Physiol. **40**, 8 (1957). — SCHREIBER, K.: Natürliche pflanzliche Resistenzstoffe gegen den Kartoffelkäfer und ihr möglicher Wirkungsmechanismus. Züchter **27**, 289 (1957). — SMYTH, TH., and CH. ROYS: Chemoreception in insects and the action of DDT. Biol. Bull. **108**, 66 (1955). — STÜRCKOW, B.: Über die Wirkung der Alkaloidglykoside (Demissin und Tomatin) auf die Larve des Kartoffelkäfers (*Leptinotarsa decemlineata* SAY.). Biol. Zbl. **78**, 142 (1959). — STÜRCKOW, B., u. G. QUADBECK: Elektrophysiologische Untersuchungen über den Geschmackssinn des Kartoffelkäfers *Leptinotarsa decemlineata* SAY. Z. Naturforsch. **13b**, 93 (1958). — TORKA, M.: Die Resistenz von *Solanum chacoense* BITT. gegen *Leptinotarsa decemlineata* SAY und ihre Bedeutung für die Kartoffelzüchtung. Z. Pflanzenzücht. **28**, 63 (1949). — UNNA, P. G.: Die Sauerstofforte und Reduktionsorte. Eine histochemische Studie. Arch. mikr. Anat. **87**, 96 (1915). — WEBER, H.: Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933. — WIERSMA, C. A. G., E. FURSHPAN and E. FLOREY: Physiological and pharmacological observations on muscle receptor organs of the crayfish, *Cambarus clarkii* GIRARD. J. exp. Biol. **30**, 136 (1953). — WITTIG, G.: Untersuchungen am Thorax von *Perla abdominalis* BURM. (Larve und Imago) unter besonderer Berücksichtigung des peripheren Nervensystems und der Sinnesorgane. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **74**, 491 (1954/55). — ZAWARZIN, A.: Histologische Studien über Insekten. III. Über das sensible Nervensystem der Larven von *Melolontha vulgaris*. Z. wiss. Zool. **100**, 447 (1912).

Dr. BRUNHILD STÜRCKOW

MPI für med. Forschung (Institut für Chemie), Heidelberg, Jahnstr. 29